



QUELLE EST LA RELATION QUI RELIE  
LES TRAITS FONCTIONNELS AGRÉGÉS DE LA COMMUNAUTÉ  
ET LA FERTILITÉ DU SOL ?

par

Laurent Daou

Thèse présentée au Département de biologie en vue  
de l'obtention du grade de docteur ès sciences (Ph. D.)

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, Juin 2020

Le 30 juin 2020

*Le jury a accepté la thèse de Monsieur Laurent Daou  
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur John William Shipley  
Directeur de recherche  
Département de biologie

Professeur Pierre-Luc Chagnon  
Évaluateur externe  
Université de Montréal

Professeur Mark Vellend  
Évaluateur interne  
Département de biologie

Professeur Robert Bradley  
Président-rapporteur  
Département de biologie

## SOMMAIRE

Un objectif de l'écologie fonctionnelle est d'être capable de prédire l'assemblage des communautés en fonction de leur position le long de gradients environnementaux. C'est quelque chose qui a déjà été fait avec succès en utilisant des modèles comme CATS ou TRAITSPACE. Ces modèles ont déjà permis de faire de bonnes prédictions de l'abondance relative des espèces en fonction des valeurs de leurs traits et des traits agrégés de la communauté. Il est généralement admis par de nombreux auteurs que la fertilité du sol fait partie de ces gradients environnementaux qui vont fortement influencer la répartition des espèces et des communautés végétales. C'est pourquoi dans la littérature, il est régulièrement émis l'hypothèse qu'il existe des relations entre les traits fonctionnels agrégés par la communauté et la fertilité du sol qui s'applique à cette échelle. Ces relations entre traits et fertilité sont généralement admises et constituent la base de nombreux travaux, mais elles ne sont pas comparables entre elles et n'ont jamais pu être démontrées mathématiquement. C'est pourquoi elles ne peuvent pas être généralisées à grande échelle. L'objectif principal de mon doctorat est de tester et quantifier ces relations d'une manière comparable d'un endroit à l'autre.

Il existe des guides communément utilisés en écologie des communautés, sur les méthodes standardisées et les protocoles à utiliser pour mesurer les traits fonctionnels de façon reproductible d'une étude à une autre. Ce n'est pas aussi simple pour mesurer la fertilité du sol. En effet, les méthodes utilisées pour le faire ont été développées pour l'agriculture, pour une espèce donnée, un climat particulier et un sol particulier. Ces méthodes, très spécifiques, ne sont pas adaptées pour caractériser la fertilité généralisée du sol qui s'applique à l'échelle de l'ensemble des espèces d'une communauté. La démarche présentée dans ce doctorat peut être décrite en trois étapes. La première étape est de développer une méthode qui permette de mesurer la fertilité généralisée. Pour le faire, nous avons utilisé les équations structurelles, en particulier le modèle de mesure de variable latente appliqué à des mesures de croissances de quatre espèces de prairies (*F. rubra*, *T. pratense*, *T. aestivum*, et *A. thaliana*) qui ont poussé dans des sols collectés dans le sud du Québec. Le modèle permet de prédire et quantifier la fertilité généralisée en utilisant la réponse des plantes de manière indépendante des

caractéristiques du sol. Nous avons aussi cherché à améliorer la méthode en développant trois autres protocoles pour mesurer cette fertilité généralisée. La deuxième étape consistait à mesurer sur les mêmes sites où nous avons mesuré la fertilité, les traits fonctionnels agrégés par la communauté en utilisant les méthodes disponibles dans les guides. Cela nous a permis d'étudier les corrélations entre les mesures de fertilité que nous avons réalisées et les différents traits fonctionnels que nous avons mesurés sur le terrain au Québec. Et finalement, la troisième étape consistait à valider la méthode dans une autre région géographique. Pour cela, je suis allé sur un site étudié par le CNRS de Montpellier, dans le sud de la France où j'ai mesuré la fertilité généralisée. Nous avons ensuite pu comparer ces mesures de fertilité avec les mesures de traits fonctionnels qui avaient déjà été faites dans les études précédentes du CNRS. Cette dernière étape consistait à (i) vérifier s'il était possible de généraliser notre méthode à d'autres endroits et (ii) vérifier si les relations traits-fertilité étaient conservées entre les sites du Québec et de la France.

Les résultats montrent que les réponses de croissance des quatre espèces sont fortement corrélées et que le modèle de mesure permet de quantifier la fertilité généralisée du sol. Ces mesures sont également de meilleurs prédicteurs de la production de biomasse des communautés naturelles des sites lorsqu'elles ont poussé dans les mêmes conditions environnementales que les RGR des quatre espèces ou les flux de nutriments (N, P, K). Les résultats montrent également que les mesures de traits fonctionnels sont fortement corrélées avec les mesures de fertilité généralisée et que ces corrélations sont généralement plus fortes qu'avec les mesures de nutriments du sol. La méthode a pu être appliquée au sud de la France et les relations trait-fertilité identifiées au Québec semblent se conserver là-bas.

**Mots clés :** Fertilité généralisée du sol, écologie fonctionnelle, communauté végétale, traits fonctionnels agrégés, équations structurelles, modèle de mesure de variable latente, surface spécifique foliaire, teneur en matière sèche, hauteur, production de biomasse aérienne nette, Grime CSR

## REMERCIEMENTS

Tout d'abord, j'aimerais chaleureusement remercier mon directeur, Bill Shipley, pour toute l'aide, le soutien et les conseils qu'il a pu m'apporter au cours de ce doctorat. Je tiens également à le remercier de m'avoir permis de travailler sur un sujet aussi original et intéressant. Je me dois de remercier le CRSNG (Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie) d'avoir financé cette recherche. Je tiens à remercier les membres de mon comité de conseillers. Mark Vellend et Robert Bradley pour leurs remarques pertinentes et leurs conseils constructifs, que ce soit durant l'élaboration de la méthode ou après obtention des résultats.

J'aimerais remercier Didier Labarre pour m'avoir aidé dans la campagne d'échantillonnage et plus tard dans les analyses chimiques qu'il a réalisées pour moi, Benoît Lapointe pour son aide logistique et Xavier Lamontagne pour son aide sur le terrain, ainsi que pour l'identification des espèces de plante.

Je tiens à remercier Bill Parsons pour les nombreuses discussions intéressantes du midi.

J'aimerais remercier toute l'équipe pour m'avoir accueilli dans le laboratoire ainsi que tous mes collègues et amis pour l'aide qu'ils m'ont apportée à diverses occasions, pour les bons moments passés, les activités, le sport, etc. : Françoise, Jessica, Antoine, Clarence, Yuanzhi, Mickaël, Christina, Diego, Amaël, Apolline, Stéphanie, Léo, Valentin, Amine, Taki, Xavier, Catherine, Arturo, Chiara, Nicolas, Claude et tous ceux que j'oublie.

J'aimerais remercier mon laboratoire, le Laboratoire d'Écologie Fonctionnelle de l'université de Sherbrooke, l'UQAM et Luc Lauzon et le CNRS de Montpellier, Éric Garnier et Virginie Pons ainsi que toute l'équipe qui m'a accueilli, Catherine Roumet, Cyril Violle, Grégoire Freschet, Matthias, Kevin, Lucie, Pierre, François, Monique, Hans, Stéphanie, Raphaëlle, Soizig et Floriane.

Un énorme merci à Pili pour son soutien infailible en toute situation ainsi qu'à Léon.

Un grand merci à Stéven et Claude avec lesquels j'ai beaucoup appris.

Et bien sûr, j'aimerais remercier très chaleureusement toute ma famille et mes amis : mes parents, à qui je dois tant, Ivan, Arnaud, Alain, Piwi, Éléna, Camille, Mélanie, Nicolas, Sabine, Edwige, Marc et Marc, Paul, Mimi, Francky, Lucas, Richard, Thomas, Rémi, Brice, Edouard, Aurélien et Jade.

|  |      |
|--|------|
| SOMMAIRE.....  | IV   |
| REMERCIEMENTS .....  | VI   |
| LISTE DES ABRÉVIATIONS .....   | X    |
| LISTE DES TABLEAUX .....   | XI   |
| LISTE DES FIGURES .....  | XIII |
| CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE .....   | 1    |
| 1. Écologie fonctionnelle .....  | 1    |
| 1.1 <i>Continuum r-K</i> .....   | 1    |
| 1.2. <i>Modèle C-S-R</i> .....   | 2    |
| 1.3. <i>Critique du modèle CSR et hypothèse ressource-ratio de Tilman</i> .....  | 6    |
| 1.4. <i>Traits fonctionnels</i> .....  | 7    |
| 1.5. <i>CATS et TRAITSPACE</i> .....   | 10   |
| 1.6. <i>Relation Trait-Environnement</i> .....   | 12   |
| 2. Fertilité du sol .....  | 14   |
| 2.1. <i>Notion de fertilité dans l'histoire</i> .....  | 14   |
| 2.2. <i>Mesures de la fertilité du sol</i> .....   | 15   |
| 2.3. <i>D'autres outils pour mesurer la fertilité du sol</i> .....   | 20   |
| 2.4. <i>Notion d'élément limitant</i> .....  | 21   |
| 3. Relation fertilité du sol – Traits fonctionnels.....  | 22   |
| 3.1. <i>Impossibilité d'appliquer la notion d'élément limitant aux communautés</i> .....   | 22   |
| 3.2. <i>Définition de la fertilité du sol</i> .....  | 24   |
| 3.3. <i>Équations structurelles</i> .....  | 27   |
| 3.4. <i>Modèle de mesure de variable latente</i> .....   | 28   |
| 3.5. <i>Objectifs du doctorat</i> .....  | 30   |
| CHAPITRE 2 THE MEASUREMENT AND QUANTIFICATION OF GENERALIZED GRADIENTS OF SOIL FERTILITY RELEVANT TO PLANT COMMUNITY ECOLOGY ..... | 31   |
| 1. Description de l'article et contribution .....  | 31   |
| 2. The measurement and quantification of generalized gradients of soil fertility relevant to plant community ecology .....         | 33   |
| 3. Introduction .....  | 34   |
| 4. Materials and methods .....   | 38   |
| 5. Results .....   | 45   |
| 6. Discussion .....  | 46   |
| 7. Acknowledgements .....  | 50   |
| 8. References .....  | 50   |

|   |     |
|---|-----|
| CHAPITRE 3 SIMPLIFYING THE PROTOCOL FOR THE QUANTIFICATION OF<br>GENERALIZED SOIL FERTILITY GRADIENTS IN PLANT COMMUNITY<br>ECOLOGY ..... | 56  |
| 1. Description de l'article et contribution .....   | 56  |
| 2. Simplifying the protocol for the quantification of generalized soil fertility<br>gradients in plant community ecology .....            | 59  |
| 3. Introduction.....  | 60  |
| 4. Materials and methods .....  | 63  |
| 4.1. <i>Experimental design</i> .....   | 63  |
| 4.2. <i>Statistical analysis</i> .....  | 65  |
| 5. Results .....  | 68  |
| 6. Discussion .....   | 76  |
| 7. Acknowledgements .....   | 78  |
| 8. References .....   | 78  |
| CHAPITRE 4 QUANTIFYING THE RELATIONSHIP LINKING THE COMMUNITY<br>WEIGHED FUNCTIONAL TRAITS AND SOIL FERTILITY .....                       | 81  |
| 1. Description de l'article et contribution .....   | 81  |
| 2. Quantifying the relationship linking the community weighed functional traits and<br>soil fertility .....                               | 83  |
| 3. Introduction .....   | 85  |
| 4. Materials and methods .....  | 91  |
| 4.1. <i>Sites and vegetation survey for the model development</i> .....   | 91  |
| 4.2. <i>Measurement of plant traits</i> .....   | 92  |
| 4.3. <i>Sites and vegetation survey for the independent model test</i> .....  | 93  |
| 4.4. <i>Soil measurements</i> .....   | 93  |
| 4.5. <i>Statistical analysis</i> .....  | 94  |
| 5. Results .....  | 95  |
| 5.1. <i>Relationships between traits and soil fertility in the Quebec data</i><br>.....   | 95  |
| 5.2. <i>Generality of these trait – fertility relationships</i> .....   | 99  |
| 6. Discussion .....   | 100 |
| 7. Acknowledgements .....   | 106 |
| 8. References .....   | 106 |
| CHAPITRE 5 DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION .....  | 113 |
| 1. Contexte et résultats principaux .....   | 113 |
| 2. Modèle de mesure de la fertilité généralisée.....  | 115 |
| 2.1. <i>Modèle partie 1, mesure de <math>F_G</math> indépendamment des</i><br><i>caractéristiques du sol</i> .....                        | 115 |
| 2.2 <i>Modèle partie 2, relation <math>F_G</math> – caractéristiques du sol</i> .....   | 118 |
| 3. Test critique du modèle et amélioration.....   | 120 |
| 4. Relation Traits fonctionnels agrégés – fertilité généralisée .....   | 128 |



|  |     |
|--|-----|
| 4.1. Utilisation pratique du modèle .....  | 128 |
| 4.2. Application à d'autres milieux .....  | 129 |
| 4.3. Prospection minière et agronomique .....  | 132 |
| 5. Perspectives .....  | 133 |
| 6. Conclusion .....  | 134 |
| ANNEXES A APPENDICES TO CHAPTER 2 .....  | 135 |
| Appendix A1 : Ecology of the four species of phytometers .....   | 136 |
| Table A.2 : Sampling sites .....   | 140 |
| Appendix A.3 : alternative path models.....  | 144 |
| Appendix A.4 : Measured variation in relative growth rates of RGR .....  | 150 |
| Table A.5 : RGR and soil characteristics .....   | 151 |
| Appendix A.6 : simplified R code with principal functions .....  | 154 |
| ANNEXES B APPENDICES TO CHAPTER 3 .....  | 159 |
| Content .....  | 159 |
| Table B.1 : Relative growth rates of <i>F. rubra</i> , <i>T. pratense</i> , <i>T. aestivum</i> , and <i>A. thaliana</i> grown in intact cores or sieved soils.....   | 160 |
| Table B.2 : Values of generalized fertility obtained using the relative growth rates or a single biomass measure of four phytometers grown in intact cores or sieved soils .....   | 166 |
| Appendix B.3 : simplified R code with principal functions.....   | 167 |
| ANNEXES C APPENDICES TO CHAPTER 4 .....  | 173 |
| Content .....  | 173 |
| Table C.1 : Values of generalized fertility obtained from the RGR or ln(biomass) in intact soil cores (RGR-IC and BM-IC respectively) or in sieved soils (RGR-SS and BM-SS respectively) and the community weighted means of the leaf dry matter content (proportion), the specific leaf area ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ), the leaf area ( $\text{mm}^2$ ) and the height (cm) of the 21 sites of the south of Quebec. .... | 174 |
| Table C.2 : CSR-scores, perenniality (proportion of perennial plants) and soil characteristics: fluxes ( $\mu\text{g } 10\text{cm}^{-2} 14 \text{ d}^{-1}$ ) of nitrogen, phosphorus and potassium and proportion of organic matter of the 21 sites of the south of Quebec.....  | 175 |
| Table C.3 : Values of generalized fertility obtained from the RGR or ln(biomass) in intact soil cores (RGR-IC and BM-IC respectively) or in sieved soils (RGR-SS and BM-SS respectively) and the community weighted means of the leaf dry matter content (proportion), the specific leaf area ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ), the leaf area ( $\text{mm}^2$ ) and the height (cm) of the 21 sites of the south of France.....  | 176 |
| Table C.4 : Fluxes ( $\mu\text{g } 10\text{cm}^{-2} 14 \text{ d}^{-1}$ ) of nitrogen, phosphorus and potassium and Proportion of organic matter of the 7 soils of the south of France. ....  | 176 |
| Appendix C.5 : simplified R code with principal functions.....   | 177 |
| BIBLIOGRAPHIE .....  | 180 |

## LISTE DES ABRÉVIATIONS

|                              |  |         |
|------------------------------|--|---------|
| RGR                          | Taux de Croissance Relatif (Relative Growth Rate)  | page 2  |
| LDMC                         | Teneur en matière sèche des feuilles (Leaf Dry Matter Content)                                       | page 8  |
| SLA                          | Surface Foliaire Spécifique (Specific Leaf Area)   | page 8  |
| CWM                          | Moyenne agrégée par la communauté (Community Weighted Mean)  | page 10 |
| MO                           | Matière Organique (Organic Matter (OM))  | page 14 |
| K                            | Potassium  | page 18 |
| N                            | Azote (Nitrogen)   | page 18 |
| P                            | Phosphore (Phosphorus)   | page 18 |
| BCSR                         | Rapport de saturation des cations basiques (Basic cationic saturation ratio)                         | page 19 |
| NI                           | Indice de Nutrition (Nutrient Index)   | page 19 |
| NNI                          | Indice de Nutrition de l'Azote (Nitrogen Nutrition Index)  | page 19 |
| NPI                          | Indice de Nutrition du Phosphate (Phosphate Nutrition Index)   | page 19 |
| SLAN                         | Niveau suffisant de nutriments disponibles (Sufficiency level of available nutrients)                | page 20 |
| CND                          | Diagnostic compositionnel des nutriments (Compositional Nutrient Diagnosis)                          | page 21 |
| CVA                          | Approche par valeur critique (critical Value Approach)   | page 21 |
| DRIS                         | Système intégré de diagnostic et de recommandations (Diagnosis and Recommendation Integrated System) | page 21 |
| SEM                          | Modélisation d'équations structurelles (Structural Equation Modelling)                               | page 27 |
| F <sub>G</sub>               | Fertilité généralisée du sol   | page 29 |
| NPP                          | Production Primaire Nette (Net Primary Production)   | page 33 |
| PRS                          | Simulatrices de racines de plante (plant root simulator)   | page 39 |
| Al                           | Aluminium  | page 40 |
| B                            | Bore (Boron)   | page 40 |
| Ca                           | Calcium  | page 40 |
| Cd                           | Cadmium  | page 40 |
| Cu                           | Cuivre (copper)  | page 40 |
| Fe                           | Fer (iron)   | page 40 |
| Mg                           | Magnésium (Magnesium)  | page 40 |
| Mn                           | Manganèse (manganese)  | page 40 |
| NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> | Ammonium   | page 40 |
| NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> | Nitrate  | page 40 |
| Pb                           | Plomb (lead)   | page 40 |
| S                            | Soufre (sulphur)   | page 40 |
| Zn                           | Zinc   | page 40 |
| WHC                          | Capacité de rétention d'eau (Water Holding Capacity)   | page 41 |

## LISTE DES TABLEAUX

|   |     |
|---|-----|
| <b>Table 3.1 :</b> Results of the two ANOVA comparing the relative growth rate (RGR) or biomass production (ln (BM)) of four species ( <i>Festuca rubra</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Triticum aestivum</i> and <i>Arabidopsis thaliana</i> ) grown in 26 different soils between intact soil cores and sieved soils. ....   | 67  |
| <b>Table 3.2 :</b> Pearson correlation coefficients between the aboveground biomass production of the natural vegetation (g per growing season) growing in its own soil from 26 different sites, when placed in a common location, and four different measures of generalized measures soil fertility ( $F_G$ ) plus the supply rates of the three most important soil nutrients as measured from ion exchange membranes. 74            |     |
| <b>Table 4.1 :</b> Different methods of measuring the soil fertility in agriculture. ....   | 87  |
| <b>Table 4.2 :</b> Different methods of measuring the soil fertility in ecology of communities. .   | 88  |
| <b>Table 4.3 :</b> Percent of the total variance ( $R^2$ ) of each community attribute (Y, columns) explained by each soil property (X, rows) using a generalized additive model: $Y \sim s(X)$ . ....  | 95  |
| <b>Table B.1 :</b> Relative growth rates of <i>F. rubra</i> , <i>T. pratense</i> , <i>T. aestivum</i> , and <i>A. thaliana</i> grown in intact cores or sieved soils .....  | 160 |
| <b>Table B.2 :</b> Values of generalized fertility obtained using the relative growth rates or a single biomass measure of four phytometers grown in intact cores or sieved soils .....   | 166 |
| <b>Table C.1 :</b> Values of generalized fertility obtained from the RGR or ln(biomass) in intact soil cores (RGR-IC and BM-IC respectively) or in sieved soils (RGR-SS and BM-SS respectively) and the community weighted means of the leaf dry matter content (proportion), the specific leaf area ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ), the leaf area ( $\text{mm}^2$ ) and the height (cm) of the 21 sites of the south of Quebec. .... | 174 |
| <b>Table C.2 :</b> CSR-scores, perenniality (proportion of perennial plants) and soil characteristics: fluxes ( $\mu\text{g } 10\text{cm}^{-2} \text{ } 14 \text{ d}^{-1}$ ) of nitrogen, phosphorus and potassium and proportion of organic matter of the 21 sites of the south of Quebec. ....  | 175 |
| <b>Table C.3 :</b> Values of generalized fertility obtained from the RGR or ln(biomass) in intact soil cores (RGR-IC and BM-IC respectively) or in sieved soils (RGR-SS and BM-SS respectively) and the community weighted means of the leaf dry matter content (proportion), the specific leaf area ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ), the leaf area ( $\text{mm}^2$ ) and the height (cm) of the 21 sites of the south of France. .... | 176 |

|   |     |
|---|-----|
| <b>Table C.4 :</b> Fluxes ( $\mu\text{g } 10\text{cm}^{-2} \text{ } 14 \text{ d}^{-1}$ ) of nitrogen, phosphorus and potassium and Proportion of organic matter of the 7 soils of the south of France. .... | 176 |
|---|-----|

## LISTE DES FIGURES

|   |    |
|---|----|
| <b>Figure 1.1 :</b> Triangle des stratégies CSR.....  | 3  |
| <b>Figure 1.2 :</b> Relation hypothétique entre un trait fonctionnel et un gradient environnemental.<br>.....   | 9  |
| <b>Figure 1.3 :</b> Illustration des hypothèses récurrentes en écologie.....  | 13 |
| <b>Figure 1.4 :</b> Rendement en maïs dans l'Illinois .....   | 15 |
| <b>Figure 1.5 :</b> La fertilité du sol dans la littérature en langue allemande .....   | 17 |
| <b>Figure 1.6 :</b> Illustration de notre définition de la fertilité généralisée du sol. ....   | 25 |
| <b>Figure 1.7 :</b> Illustration de notre définition de la fertilité généralisée appliquée à 4 espèces.<br>.....  | 25 |
| <b>Figure 1.8 :</b> Réponses supposées des plantes à la fertilité généralisée du sol .....  | 26 |
| <b>Figure 1.9 :</b> Schéma simplifié d'un modèle de mesure de variable latente permettant de<br>mesurer la température ou la fertilité. ....  | 29 |
| <b>Figure 2.1 :</b> The three successive parts of the full model.....   | 36 |
| <b>Figure 2.2 :</b> Measurement models .....  | 37 |
| <b>Figure 2.3 :</b> The full structural equation model.....   | 44 |
| <b>Figure 2.4 :</b> The relationship between the predicted generalized fertility ( $F_G$ ), measured<br>across 76 soils under controlled conditions, and the mean aboveground net<br>primary productivity ( $\text{g m}^{-2}$ ) of the natural vegetation of these soils over two<br>growing seasons .....  | 47 |
| <b>Figure 3.1 :</b> The three successive parts of the full model.....   | 62 |
| <b>Figure 3.2 :</b> The Measured variation in relative growth rates of RGR ( $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) of <i>Festuca<br/>rubra</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Triticum aestivum</i> and <i>Arabidopsis thaliana</i> grown<br>under constant conditions in 26 different intact soil cores (gray) and 2 mm<br>sieved soils (white) ..... | 69 |
| <b>Figure 3.3 :</b> The Measured variation in $\ln(\text{biomass, mg})$ of <i>Festuca rubra</i> , <i>Trifolium<br/>pratense</i> , <i>Triticum aestivum</i> and <i>Arabidopsis thaliana</i> grown under constant<br>conditions in 26 different intact soil cores (gray) and 2 mm sieved soils (white)<br>.....   | 70 |

|  |     |
|--|-----|
| <b>Figure 3.4 :</b> Tested measurement model .....   | 71  |
| <b>Figure 3.5A:</b> Correlations between the four different measures of generalized fertility, $F_G$ .<br>.....  | 72  |
| <b>Figure 3.5B:</b> Correlations between the four different measures of generalized fertility, $F_G$ .<br>.....  | 73  |
| <b>Figure 3.6 :</b> Correlations between the different measures of generalized fertility ( $F_G$ ) and $F_G$<br>calculated with data of one experiment (“intact cores” or “sieved soils”) input<br>in the equation of the other experiment ..... | 75  |
| <b>Figure 4.1A :</b> Relationships between fertility measures and functional traits.....   | 97  |
| <b>Figure 4.1B :</b> Relationships between fertility measures and functional traits.....   | 98  |
| <b>Figure 4.2 :</b> Principal component analysis of the 21 soils of Québec (Q) and 7 soils of La<br>Fage, France (M) according to their fluxes of ions.....  | 100 |
| <b>Figure 5.1 :</b> Illustration d’un nouveau modèle de mesure de variable latente qu’il serait<br>intéressant de tester .....   | 127 |
| <b>Figure 5.2 :</b> Illustration de la réponse de croissance des plantes en fonction des différentes<br>concentrations de nutriments suivant la solution optimale de Hoagland et<br>Arnon (1950).....  | 132 |
| <b>Figure A.1.1 :</b> Ecology of <i>Festuca rubra</i> .....  | 136 |
| <b>Figure A.1.2 :</b> Ecology of <i>Trifolium pratense</i> .....   | 137 |
| <b>Figure A.1.3 :</b> Ecology of <i>Triticum sp</i> .....  | 138 |
| <b>Figure A.1.4 :</b> Ecology of <i>Arabidopsis thaliana</i> .....   | 139 |
| <b>Figure A.3.1 :</b> An alternative path model .....  | 144 |
| <b>Figure A.3.2 :</b> An alternative path model .....  | 145 |
| <b>Figure A.3.3 :</b> An alternative path model .....  | 146 |
| <b>Figure A.3.4 :</b> An alternative path model .....  | 147 |
| <b>Figure A.3.5 :</b> An alternative path model .....  | 148 |
| <b>Figure A.3.6 :</b> An alternative path model .....  | 149 |

**Figure A.4 :** Measured variation in relative growth rates of RGR ( $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) of *Festuca rubra*, *Trifolium pretense*, *Triticum aestivum* and *Arabidopsis thaliana* grown under constant conditions in 76 different soils. .... 150

# CHAPITRE 1

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### 1. Écologie fonctionnelle

#### *1.1 Continuum r-K*

Depuis toujours, il nous a été nécessaire de décrire et comprendre l'environnement afin de pouvoir prédire et anticiper au mieux nos besoins futurs. Le développement des sciences naturelles nous a grandement servi dans ce domaine. C'est probablement pour cela que beaucoup d'efforts ont été faits en biologie et en écologie pour chercher des théories et des principes généralisables à un grand nombre d'espèces afin de pouvoir comprendre puis prédire l'environnement. Une manière de faire a été de développer des classifications fonctionnelles des organismes. En effet, les plantes, les carnivores, les herbivores ou les décomposeurs vont partager un ensemble de caractéristiques qui vont permettre de déterminer leur rôle au sein de l'écosystème. Mais cette approche, de classer les organismes dans des guildes, reste limitée dans ses prédictions, tant il y a de différences entre ces groupes, qui eux-mêmes vont être représentatifs d'une immense variété en termes de taxons, formes de vie et préférences physiologiques. Par conséquent, il est difficile de les décrire de façon générale et il est nécessaire de descendre à des niveaux d'analyse plus fins et plus spécifiques. Pourtant, il y a de nombreuses preuves qui suggèrent que des ensembles d'espèces suivent des schémas d'évolution et de spécialisations écologiques communs. En effet, certaines espèces qui sont soumises aux mêmes pressions évolutives, vont partager des ensembles de caractéristiques (*i.e.* stratégies), qui permettent de les classer ensemble suivant ces stratégies. Un bon exemple est le continuum r-K.

D'abord conceptualisé par Dobzhansky (1950) puis articulé par MacArthur et Wilson (1967) le continuum r-K a servi de fondement et de base à de nombreuses études en écologie des

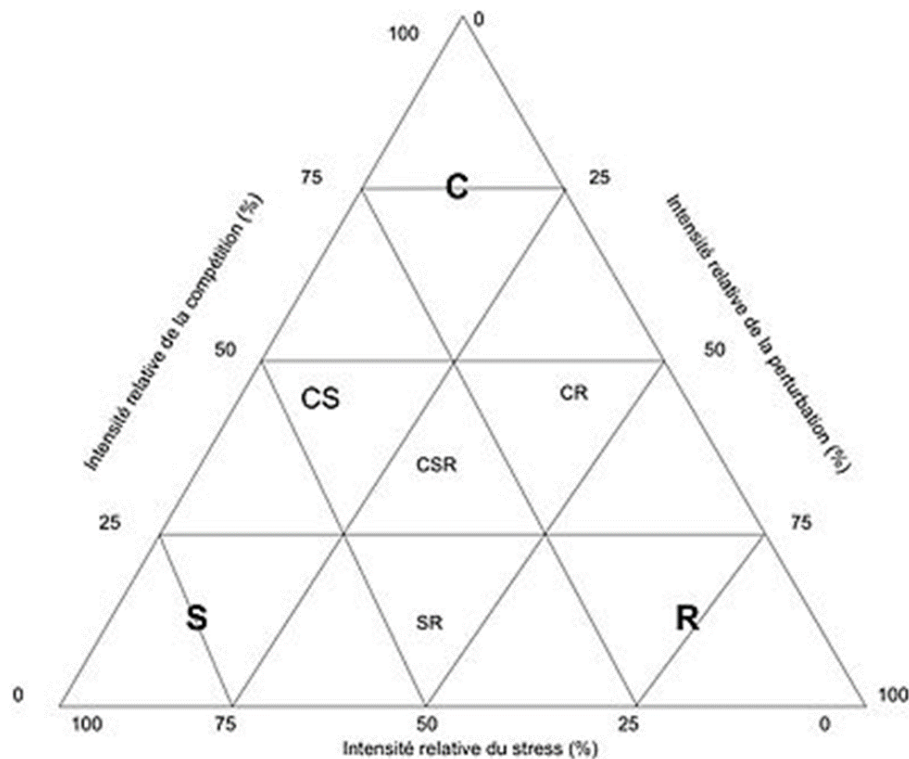


communautés. Ce mécanisme sélectif a été mis en évidence chez de nombreux organismes allant des plantes (Newell et Tramer, 1978; Molau, 1993) jusqu'aux mammifères (Stickel, 1979) en passant par les insectes (Dingle, 1978), les bactéries (Fierer *et al.*, 2007) ou les pathogènes de plantes (Andrews et Rouse, 1982). Il permet d'expliquer l'observation des différentes stratégies qui sont mises en place par les espèces que l'on peut placer le long d'un continuum où, à un extrême nous avons des espèces à durée de vie courte, croissance rapide et mortalité élevée (r), et à l'autre extrême celles à durée de vie longue, croissance lente, mortalité faible, et qui investissent beaucoup dans les soins parentaux (K). Ce continuum entre des espèces r et des espèces K résulte des mécanismes de sélection naturelle. Ils vont avoir tendance à favoriser les stratégies K lorsque les organismes rencontrent peu de perturbations dans leur environnement et où la disponibilité des ressources est prévisible. Et au contraire, les stratégies r vont être favorisées là où il est important d'avoir un taux de reproduction élevé, c'est-à-dire lorsque les perturbations sont importantes et que la survie des organismes est fortement dépendante de la stochasticité environnementale. Cependant, ce mécanisme a été critiqué et considéré inadéquat (Stearns, 1984, 1992) à la préférence d'un continuum rapide-lent (fast-slow continuum) chez les populations de mammifères par exemple (Promislow et Harvey, 1990; Oli, 2004). Une autre alternative au continuum r-K a été proposée pour les plantes par Grime (1977) avec le modèle C-S-R.

## 1.2. Modèle C-S-R

Les idées qui ont mené au modèle C-S-R sont d'abord apparues lorsque Grime (1973) a utilisé les données expérimentales de Donald (1958) pour montrer que l'exclusion compétitive dans une végétation productive non perturbée est le résultat d'une intense compétition et que la compétition diminue dans les environnements peu fertiles. Cela serait dû au fait que les plantes vont y avoir de plus petites statures et de plus petites vitesses spécifiques de croissance (relative growth rate; RGR). L'idée derrière ce modèle (Grime, 1974) est que la compétition va être très forte lorsque les perturbations qui induisent une destruction de biomasse (*e.g.* broutage, perturbations) et le stress qui réduit le taux de

croissance (*e.g.* manque de ressources) sont très faibles. Cela conduit à une forte abondance d'espèces pérennes à croissance rapide et bonnes compétitrices, dans les milieux peu perturbés et où les ressources sont abondantes. Au contraire la compétition va être réduite lorsque le stress ou les perturbations sont intenses et il y aura une forte abondance des espèces qui sont tolérantes au stress ou aux perturbations, respectivement.



**Figure 1.1 : Triangle des stratégies CSR.**

*Il décrit les différents états d'équilibres entre la compétition, le stress et les perturbations et la position des stratégies correspondantes chez les espèces de plantes. Traduit depuis Grime (1977).*

Dans ce modèle (Fig. 1.1), Grime (1977) va définir trois axes sur lesquels on peut projeter les espèces de plantes en fonction de leurs caractéristiques, qui définissent leurs stratégies de vie. Un premier axe de stress, qui est relié à une tolérance au manque de ressource. Bien que Grime définisse peu le stress et ce qui le cause, l'idée derrière cette notion est que si on mesure la RGR maximale d'une espèce, on peut définir sa tolérance au stress en mesurant la

diminution de sa RGR à mesure que l'on diminue les ressources disponibles. Les espèces tolérantes au stress sont les espèces dont la RGR diminue peu lorsque les ressources se raréfient. À l'inverse, les espèces qui ne sont pas tolérantes au stress vont avoir une RGR qui diminue fortement lorsque les ressources diminuent, jusqu'à être trop faible pour leur permettre de persister dans l'environnement. Tandis que les espèces tolérantes au stress seront les seules à pouvoir continuer à y pousser. Pour les mêmes raisons, les espèces qui sont tolérantes au stress et qui se rencontrent dans les milieux où les ressources sont limitées vont répondre moins fortement à un ajout de fertilisant (*i.e.* augmentation de la RGR) que les espèces qui se rencontrent dans les milieux où les ressources sont abondantes (Brewster *et al.*, 1976; Chapin III *et al.*, 1986). Dans des environnements qui induisent du stress car ils sont pauvres en ressources (*e.g.* en nutriments, lumière), les plantes vont partager les mêmes ensembles de caractéristiques et stratégies d'allocation avec de faibles RGR, taux de synthèse, faible taux de renouvellement tissulaire et de hautes concentrations en métabolites secondaires (Grime, 1974; 2001; Chapin III, 1980; Tilman, 1988; Chapin III *et al.*, 1993; tableau 1.1). Les espèces tolérantes au stress vont donc avoir des stratégies de conservation des nutriments, avec de faible taux de croissance et d'acquisition des ressources.

**Table 1.1 : Récapitulatif des tendances entre les relations de certaines caractéristiques des plantes et les variables environnementales, notamment de niveaux faibles ou forts en ressources.**

| GENERALIZED SUITES OF TRAITS FOUND IN MOST LOW- AND HIGH-RESOURCE ENVIRONMENTS AND SPECIFIC ADAPTATIONS TO PARTICULAR ENVIRONMENTS |              |            |        |               |
|--|--------------|------------|--------|---------------|
| TRAITS   | HABITAT TYPE |            |        |               |
|  | Infertile    | Dry/Saline | Shaded | High Resource |
| Generalized adaptations:   |              |            |        |               |
| RGR <sub>max</sub>   | Low          | Low        | Low    | High          |
| Photosynthetic rate  | Low          | Low        | Low    | High          |
| Tissue N   | Low          | Low        | Low    | High          |
| Stomatal conductance   | Low          | Low        | Low    | High          |
| Transpiration rate   | Low          | Low        | Low    | High          |
| C-based defenses   | High         | High       | Low    | Low           |
| N uptake potential   | Low          | Low        | ...    | High          |
| Root : shoot ratio   | High         | High       | Low    | Low           |
| Leaf turnover rate   | Low          | Low        | Low    | High          |
| Specific adaptations:  |              |            |        |               |
| Root phosphatase   | High         | ...        | ...    | Low           |
| Osmotic adjustment   | ...          | High       | ...    | Low           |
| Use of sun flecks  | ...          | ...        | High   | Low           |

*Tiré de Chapin III et al. (1993).*

Le deuxième axe de Grime, (R) pour plante rudérale, est lié aux perturbations qui vont diminuer la biomasse végétale déjà existante (Grime, 1988) comme par exemple le broutage ou les intempéries. Les plantes tolérantes aux perturbations, dites rudérales, vont être caractérisées par des formes de vie annuelles ou semi-pérennes avec des vitesses spécifiques de croissance et d'acquisition de ressource élevées et ayant une reproduction rapide et un investissement important dans le nombre et la masse des graines. Cette stratégie consiste tout simplement à investir rapidement dans la reproduction afin d'assurer une descendance avant que les perturbations ne détruisent tout ou partie de la biomasse de l'individu. La RGR max des espèces de plantes va alors définir un continuum, ou gradient, qui permet de différencier celles qui ont un taux de croissance lent et donc une stratégie conservatrice des nutriments (stratégie S) de celles ayant un taux de croissance rapide et donc une stratégie d'acquisition rapide des nutriments (stratégie R). Shipley (2010, page 48) définit un gradient environnemental comme une fonction mathématique,  $g(e)$ , qui cartographie les valeurs d'un

ensemble de variables environnementales sur quelques propriétés de plantes (*i.e.* les traits) tout en reflétant, si possible, les relations causales entre les variables environnementales et la propriété de la plante. Finalement, la stratégie C des plantes bonnes compétitrices, va pouvoir s'appliquer qu'en l'absence de perturbation et de stress. Ce sont des espèces ayant un fort développement à la fois en longueur et latéral ce qui leur permet de compétitionner pour l'acquisition des ressources, notamment la lumière. Selon Grime, au fur et à mesure que le stress ou les perturbations augmentent, la compétition entre les plantes va diminuer. Il n'y a pas de stratégie correspondant à un milieu très stressé et très perturbé puisqu'un milieu où la croissance est faible et où la destruction de biomasse est forte n'est pas viable pour les espèces de plantes.

La théorie des stratégies CSR de Grime a servi de base à de nombreuses études (*e.g.* Grime *et al.*, 1997; Grime, 2001; Caccianiga *et al.*, 2006; Cerabolini *et al.*, 2010). La classification CSR originale va ensuite être modifiée par Hodgson *et al.* (1999). D'autres modifications de la méthode ont suivi (Pierce *et al.*, 2013; Pierce *et al.*, 2017), qui sont toutes basées sur celle de Hodgson *et al.* (1999). Mais plusieurs auteurs viennent contredire le modèle CSR, en particulier sur l'intensité de la compétition en fonction du niveau de fertilité du sol.

### *1.3. Critique du modèle CSR et hypothèse ressource-ratio de Tilman*

Le modèle CSR va notamment être critiqué par Austin (1980), qui souligne le manque de précision de la notion de stress, en particulier sur le gradient de fertilité du sol. Aussi, lorsque Grime prédit une augmentation de la compétition avec une augmentation de la productivité du site, Newman (1973) ou Tilman (1988) vont quant à eux prédire que la compétition devrait rester constante malgré l'augmentation de la productivité (Fraser *et al.*, 2013). Tilman (1988) va quant à lui développer une théorie alternative et rivale, l'hypothèse ressource-ratio. Cette hypothèse prédit que lorsque plusieurs espèces sont en compétition pour une ressource, l'espèce qui peut survivre au plus bas niveau de disponibilité de cette ressource (*i.e.*  $R^*$ ) va exclure les autres espèces par compétition. Elle prédit aussi que deux espèces en compétition pour deux ressources ne peuvent coexister que si elles ont chacune un  $R^*$  plus bas que l'autre

sur l'une des ressources. Cette hypothèse a finalement été rejetée par différents auteurs (Shipley et Peters, 1990; Olff, 1992; van der Werf *et al.*, 1993; van Wijk *et al.*, 2003). Et une review de 1333 articles parlant de l'hypothèse ressource-ratio a montré qu'aucun d'entre eux ne validait toutes ses prédictions (Miller *et al.*, 2005). Malgré tout, bien qu'aucune des deux théories, ni qu'une union des deux, ne puissent correctement caractériser les dynamiques des assemblages de plantes terrestres, la complémentarité de leurs assomptions sert de base importante pour les futures théories et recherches en écologie des communautés (Craine, 2005).

#### *1.4. Traits fonctionnels*

L'écologie des communautés s'est d'abord intéressée à la variation de la diversité spécifique et plus récemment à la variation de la diversité fonctionnelle, le long de gradients environnementaux. Un des objectifs de l'écologie fonctionnelle est de prédire la manière dont se structurent les communautés végétales et comment s'assemblent les espèces dans l'environnement (Liu *et al.*, 2012). Pour cela, on étudie les espèces en fonction de leurs traits fonctionnels, c'est-à-dire une caractéristique morphologique, anatomique, physiologique, biochimique ou phénologique de la plante ou de ses organes qui impacte son fitness via son effet sur la croissance, la reproduction et la survie (Violle *et al.*, 2007). Ces traits vont déterminer la manière dont les plantes vont répondre aux facteurs environnementaux, comment elles vont affecter les autres niveaux trophiques et comment elles vont influencer les services écosystémiques (Aerts et Chapin III, 2000; Grime, 2001; 2006 ; Garnier et Navas, 2011; Kattge *et al.*, 2011). Keddy (1992a) suggère d'explorer les relations empiriques entre ces traits mais aussi les relations entre ces traits et l'environnement. En effet, les conditions environnementales vont contrôler la composition des communautés en sélectionnant les espèces avec les valeurs de traits fonctionnels qui confèrent un fitness optimum pour ces conditions (Keddy, 1992b). Pour ces raisons, l'utilisation des traits fonctionnels a été proposée comme un outil puissant pour analyser et prédire la structure et l'abondance des

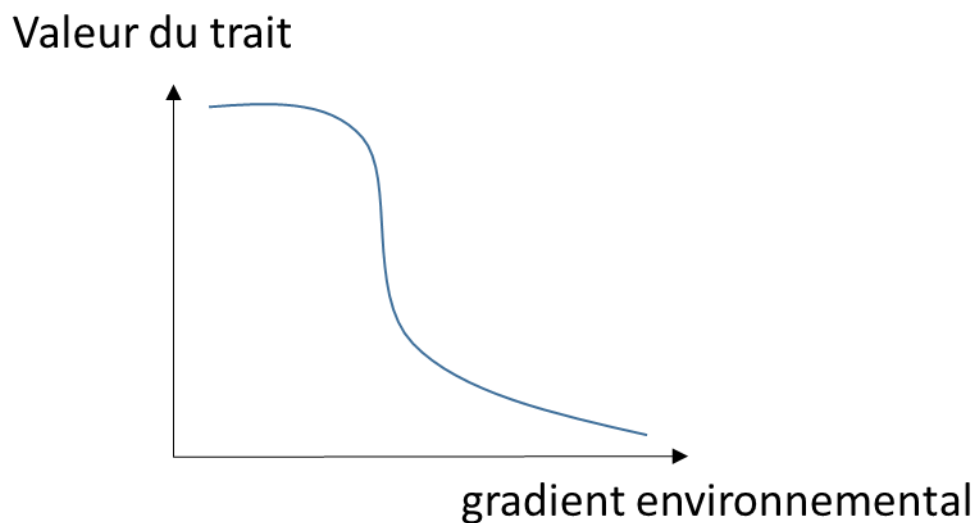
espèces végétales le long de gradients environnementaux (Lavorel et Garnier, 2002; Suding *et al.*, 2003; Lavorel *et al.*, 2006). De plus, la parution de guides de définitions et de protocoles standardisés pour les traits fonctionnels (*e.g.* Cornelissen *et al.*, 2003) a facilité ces recherches en permettant à de nombreux scientifiques de se baser sur ces guides pour définir les traits fonctionnels, les quantifier (quelle unité), et les mesurer (quel protocole). Ces études, portant sur les mêmes sujets, ayant les mêmes définitions des traits fonctionnels et utilisant les mêmes protocoles, peuvent facilement être comparées les unes aux autres. Il est alors possible de faire des méta-analyses de l'ensemble de ces études. Cela permet également de créer des bases de données sur les traits fonctionnels, par exemple les bases de données EcoFlora (Fitter et Peat, 1994), CLO-PLA (Klimes et Klimesova, 1999), BiolFlor (Kühn *et al.*, 2004), BASECO (Gachet *et al.*, 2005), LEDA (Kleyer *et al.*, 2008) ou encore certainement l'une des plus grandes, la base de données TRY (Kattge *et al.*, 2011). Parmi les traits fonctionnels les plus utilisés, on retrouve régulièrement la hauteur, la surface spécifique foliaire (SLA) et la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) dont voici les définitions.

**Hauteur** : il s'agit de la distance la plus courte entre la limite supérieure des tissus photosynthétiques principaux d'une plante et le sol, exprimée en mètre. C'est associé avec la vigueur compétitive, la fécondité globale de la plante, et avec l'intervalle de temps généralement donnés aux espèces végétales pour pousser entre les perturbations (feu, tempête, labour, broutage). Il y a également d'importants compromis entre la hauteur des plantes et leur tolérance ou évitement au stress environnemental (climatique, nutritif). La hauteur a tendance à être corrélée avec d'autres traits de la taille dans les comparaisons interspécifiques ; par exemple, la biomasse aérienne, la profondeur d'enracinement, la propagation latérale et la taille des feuilles (Cornelissen *et al.*, 2003).

**SLA** : Il s'agit de la surface d'une des faces d'une feuille fraîche divisée par sa masse sèche, et exprimée en  $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$  ou équivalentement en  $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ . La SLA d'une espèce est souvent positivement corrélée avec sa RGR potentielle ou avec son taux maximum de photosynthèse par unité de masse. De faibles valeurs de SLA correspondent généralement à des investissements relativement hauts dans les défenses de la feuille (principalement la structure) et à des durées de vie de la feuille plus longue. Elle peut être calculée grâce à l'utilisation d'appareils spécialisés pour mesurer des surfaces de feuilles tels que le Delta-T

(Cambridge, UK) ou le LiCor (Lincoln, Nebraska, USA). Si de tels appareils ne sont pas disponibles, il est possible d'utiliser un scanner couplé avec un programme d'analyse d'image comme par exemple ImageJ (<https://imagej.net>).

**LDMC** : il s'agit de la masse sèche d'une feuille (mg) divisée par sa masse fraîche saturée d'eau (g), exprimée en  $\text{mg g}^{-1}$ . Elle est liée à la densité moyenne des tissus foliaires et tend à être proportionnelle avec  $1/\text{SLA}$ . Il a été montré qu'elle est corrélée négativement avec la RGR potentielle et positivement avec la durée de vie des feuilles; cependant, la force de ces relations est habituellement plus faible que celles impliquant la SLA. Les feuilles ayant de haute LDMC tendent à être dures et sont donc supposées être plus résistantes aux aléas physiques (*e.g.* herbivorie, vent, grêle). D'autres caractéristiques de la feuille liées à l'eau et l'inflammabilité dépendent également de la LDMC. Les espèces avec de faibles LDMC tendent à être associées avec des environnements productifs, généralement très perturbés (Cornelissen *et al.*, 2003).



**Figure 1.2 : Relation hypothétique entre un trait fonctionnel et un gradient environnemental.**

Il est montré par exemple que la RGR, qui est un prédicteur de la disponibilité en ressource et de la perturbation (Grime, 1977), est fortement corrélée avec des traits fonctionnels comme



la SLA (Poorter et Remkes, 1990; Poorter et Garnier, 1999; Wright et Westoby, 2000; Shipley, 2006; Osonne *et al.*, 2008) et inversement corrélée avec la LDMC (Poorter et Remkes, 1990; voir Poorter et Garnier, 1999 pour une review). Les mêmes observations ont pu être faites pour de nombreux autres traits (*e.g.* Ordoñez *et al.*, 2009; Maire *et al.*, 2015), ce qui a amené les écologues à la réflexion qu'il existe des relations entre les différents traits fonctionnels de plantes, et également entre les traits et les gradients environnementaux (*e.g.* Keddy, 1992a). Cela peut être des gradients de disponibilité en ressources, *i.e.* gradient de stress (Grime, 1977; Kahmen *et al.*, 2005; Schöb *et al.*, 2013), comme la profondeur de sol (Bernard-Verdier *et al.*, 2012), les précipitations (Sandel *et al.*, 2010), la disponibilité en eau (Cornwell et Ackerly, 2009) l'altitude (Kichenin *et al.*, 2013; Schöb *et al.*, 2013) ou bien des gradients liés à la destruction de biomasse, *i.e.* gradient de perturbations (Grime, 1977; McIntyre *et al.*, 1999), comme l'herbivorie (Westoby, 1999; Barbaro *et al.*, 2000; Cingolani *et al.*, 2005) ou le labour agricole (Kleyer, 1999; Barbaro *et al.*, 2000; Pakeman, 2011). C'est pourquoi, identifier et surtout quantifier les relations qui relient ces traits fonctionnels à ces gradients environnementaux (Fig. 1.2), peut permettre de prédire l'assemblage des espèces et la structure des communautés végétales (Liu *et al.*, 2012). En particulier, prédire l'abondance relative de la végétation locale en fonction de sa position le long des gradients environnementaux. C'est quelque chose qui a déjà été fait avec succès dans plusieurs études en utilisant des modèles comme CATS et TRAITSPACE.

### 1.5. CATS et TRAITSPACE

L'objectif du modèle Maxent ou CATS (Shipley *et al.*, 2006; Shipley, 2010; Warton, 2015) est de prédire l'abondance relative des espèces que l'on va retrouver dans un site. Pour cela, il faut connaître la valeur des traits agrégés (Community Weighted Mean (CWM)) du site, les caractéristiques environnementales du site, et un set de traits pour l'ensemble des espèces du pool régional. Avec ces informations, le modèle va être capable de prédire quelles sont, parmi les espèces du pool régional, celles que l'on va rencontrer sur le site, ainsi que leurs

abondances relatives. Pour obtenir le CWM de chaque trait, on pourrait le mesurer. Mais, pour le calculer, on a besoin d'aller sur les sites, y mesurer les traits fonctionnels, ainsi que l'abondance relative de chaque espèce. C'est donc inutile d'utiliser le modèle CATS pour prédire les abondances relatives des espèces puisqu'on les mesure pour calculer les CWM. Cela pose un problème de circularité du modèle, puisque les prédictions du modèle et les observations de terrain ne sont pas statistiquement indépendantes et sont fonctionnellement reliées à l'intérieur du modèle (Roxburgh et Mokany, 2007). En revanche, si on est capable d'utiliser des modèles afin de prédire le CWM des traits du site au lieu de le mesurer, alors CATS peut être efficacement utilisé pour prédire les abondances relatives des espèces du site (Merow *et al.*, 2011). En effet, l'idée derrière CATS est de le coupler à des modèles traits – environnement et de quantifier ces relations traits-environnement. Par la suite, si ces modèles sont suffisamment précis, il va être possible de prédire le CWM des traits des sites à condition d'y mesurer ces variables environnementales. Le but est de pouvoir prédire les CWM des traits grâce à ces modèles et ensuite prédire l'abondance des différentes espèces grâce à CATS. En effet, mesurer les variables environnementales d'un site est beaucoup plus simple que d'y mesurer l'abondance relative des espèces ou bien leurs traits agrégés.

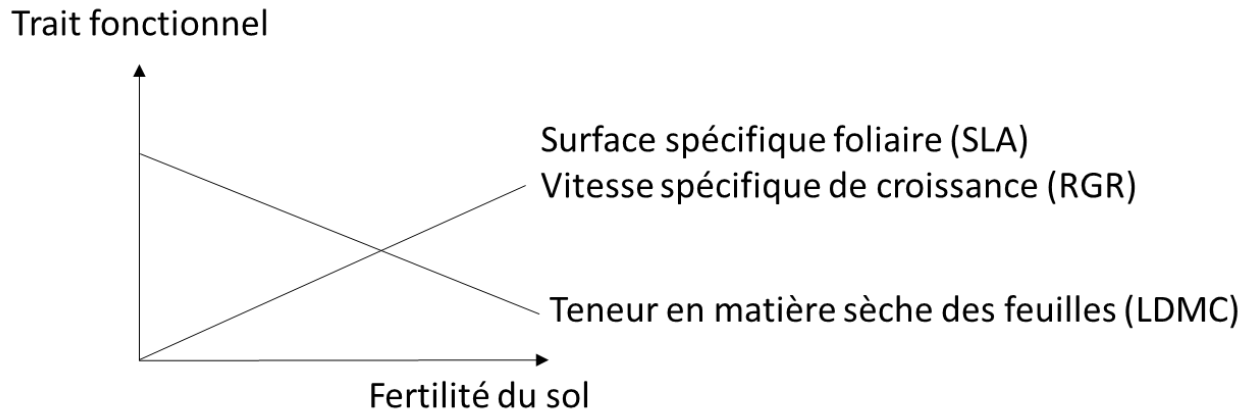
La finalité du modèle TRAITSPACE (Laughlin et Laughlin, 2013) est la même que pour CATS, c'est-à-dire, pouvoir prédire la présence et l'abondance relative des espèces que l'on va rencontrer sur un site en fonction des caractéristiques environnementales. En revanche, les mathématiques et les calculs qui permettent de prédire ces abondances relatives sont très différents. TRAITSPACE prend en compte la variabilité intraspécifique contrairement à CATS, mais généralement, il va être plus simple d'obtenir les données nécessaires pour le modèle CATS. Il peut être important de prendre en compte la variation intraspécifique, notamment parce qu'il a été montré qu'une variation intraspécifique trop grande pouvait dégrader les prédictions faites par Maxent (Merow *et al.*, 2011).

Ces modèles prédictifs sont prometteurs ; puisque par exemple, CATS a pu prédire 94% de la variance de l'abondance relative de 30 espèces sur une chrono séquence de 42 ans dans 12 sites, en connaissant les données de huit traits fonctionnels sur les 30 espèces et les traits agrégés des sites (Shipley *et al.*, 2006). Ces modèles ont d'ailleurs été utilisés avec succès dans plusieurs études (Shipley *et al.*, 2011; 2012; Baastrop-Spohr *et al.*, 2015).

Il serait donc intéressant d'être capable de prédire au mieux les CWM des traits afin d'utiliser ensuite CATS pour faire de bonnes prédictions des abondances relatives des espèces. Il apparaît donc nécessaire d'identifier puis de quantifier au mieux les relations qui relient les traits fonctionnels aux gradients environnementaux afin de développer de bons modèles prédictifs de ces CWM. Cependant, une faiblesse importante de ces modèles réside dans le fait que certains gradients environnementaux ne peuvent pas être quantifiés de façon à faire des généralisations géographiques. C'est le cas notamment du gradient de fertilité du sol. En effet, les mesures de fertilité sont particulièrement difficiles à standardiser tant elles diffèrent en termes des variables utilisées, de leur combinaison et des méthodes utilisées pour les mesurer. C'est pourquoi, il est d'abord nécessaire de mesurer ces gradients environnementaux de façon comparable d'un endroit à l'autre.

#### *1.6. Relation Trait-Environnement*

Les modèles vus précédemment se basent sur le fait qu'il existe des relations entre l'abondance relative des espèces, leurs valeurs de trait et l'environnement dans lequel elles sont. De la même façon, Grime (1979, 2001) fait l'hypothèse qu'il existe une relation systématique entre les différences de productivité primaire des sites (dont il appelle la diminution « stress ») et une suite de traits de plantes reliées au compromis entre l'acquisition de ressource et la rétention. Parmi ces traits, les plus importants sont le taux de croissance relatif (RGR), la surface spécifique foliaire (SLA), la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) et la surface foliaire (LA) (Vile *et al.*, 2006; Ordoñez *et al.*, 2009; Hodgson *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2012). De manière implicite, Grime (1977) et plus tard Craine *et al.* (2001) vont faire l'hypothèse qu'il existe une relation entre les traits fonctionnels agrégés d'une communauté de plantes et la fertilité du sol qui s'exprime à cette échelle (Fig. 1.3).



**Figure 1.3 : Illustration des hypothèses récurrentes en écologie.**

*Exprimées de façon implicite (Grime, 1977; Craine, 2001) ou explicite (Ordoñez et al., 2009; Liu et al., 2012).*

Plus tard, ces hypothèses vont être formulées plus explicitement par Ordoñez *et al.* (2009) puis Liu *et al.* (2012). À savoir que la variation de traits fonctionnels importants comme la RGR, la SLA, la LDMC ou la hauteur vont montrer une relation systématique avec un gradient de fertilité du sol.

Il semblerait qu'aucune de ces hypothèses n'a besoin d'être testée, puisqu'elles ont été répétées de nombreuses fois, par exemple (Hobbie, 1992; Vitousek *et al.*, 1992; Aerts et Chapin III, 2000; Ordoñez *et al.*, 2009; Maire *et al.*, 2015). De plus, un grand nombre d'auteurs observent également des relations entre différents traits fonctionnels et des caractéristiques du sol qui sont souvent assimilées à la fertilité comme la disponibilité en nutriments (Craine *et al.*, 2001; Pontes *et al.*, 2007; Ordoñez *et al.*, 2009; Hodgson *et al.*, 2011; Ordonez et Olff, 2013; Fujita *et al.*, 2013; Jager *et al.*, 2015; Laughlin *et al.*, 2015; Maire *et al.*, 2015; Louault *et al.*, 2017).

La théorie de Grime repose sur l'observation qu'il existe des corrélations entre l'abondance relative des espèces de plantes, leurs caractéristiques et les variables environnementales. Elle formalise ces relations par des prédictions. Mais elle n'a jamais été démontrée mathématiquement. Pour cela, il faut d'abord être capable de mesurer les gradients environnementaux, notamment la fertilité, d'une façon standardisée avant de pouvoir étudier

les relations entre les traits agrégés et la fertilité du sol. Tout comme pour le modèle CATS, où il est nécessaire de pouvoir mesurer les gradients de fertilité de manière standardisée avant de pouvoir prédire les CWM des traits puis l'abondance relative des espèces, il est également nécessaire de pouvoir mesurer les gradients de fertilité de façon standardisée avant de pouvoir tester la théorie de Grime.

Nous avons vu précédemment qu'il existait des protocoles standardisés sur la manière de mesurer les traits fonctionnels de manière reproductible. Mais comme nous allons le voir dans la prochaine partie, la notion de fertilité et sa quantification posent un problème. En effet, dans la figure 1.3, quelles sont les unités de l'axe des abscisses, fertilité du sol et comment le mesurer?

## **2. Fertilité du sol**

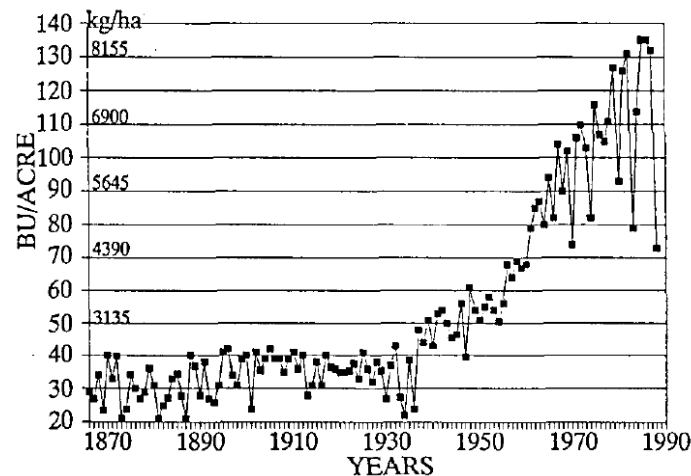
### *2.1. Notion de fertilité dans l'histoire*

Le concept de fertilité du sol est probablement né avec l'agriculture il y en environ 10000 ans. Sa racine latine, *fertilitas*, fait référence à la capacité des animaux ou d'un sol à se reproduire ou à produire de la biomasse végétale, en particulier des denrées alimentaires. C'est un sujet d'importance pour les sociétés humaines et il y a 3000 ans, les Chinois connaissaient déjà différentes méthodes utilisées en agriculture pour augmenter les rendements telles que le chaulage, la rotation des cultures, la mise en jachère, l'épandage de fumier animal ou de litière forestière (Bohn *et al.*, 1934, page 6).

Ce n'est que très récemment que nos connaissances ont évolué à ce sujet. Dans les années 1820, Carl Sprengel a démontré que ce sont les sels minéraux, plutôt que l'humus ou la matière organique (MO) du sol qui étaient la source de la croissance végétale. En s'inspirant probablement des travaux de Carl Sprengel, Justus von Liebig va, en 1840, avancer l'idée que ce sont les composés chimiques minéraux qui représentent la clé de la nutrition des plantes et qu'il faut maintenir l'équilibre intrants/extrants (Bohn *et al.*, 1934, page 6). Ce

n'est qu'un siècle plus tard que les analyses de sol et l'utilisation de fertilisants minéraux se sont largement répandus chez les agriculteurs.

Par exemple, dans l'Illinois, aux États-Unis, le rendement agricole lié à la culture du maïs est resté relativement faible jusqu'aux années 1930 avant d'augmenter entre 1930 et 1950 puis d'augmenter beaucoup plus fortement après 1950 (Fig. 1.4).



Illinois corn yield - 1866 to present.

**Figure 1.4 : Rendement en maïs dans l'Illinois.**

*Tirée de Peck (1990).*

D'après Peck (1990), cette augmentation des rendements agricoles du maïs est due à l'invention de variétés hybrides à partir de 1930 et de fertilisant « traités » à partir de 1950.

## 2.2. Mesures de la fertilité du sol

Tilman et Grime, bien que faisant référence à des gradients de fertilité ne vont pas les définir précisément. Pour Tilman la fertilité du sol semble se rapporter aux nutriments contenus dans celui-ci. Un sol induisant une plus grande productivité sera considéré comme un sol ayant plus de nutriments et étant donc plus fertile. Grime semble avoir une définition équivalente, à savoir que la fertilité dépend des nutriments du sol et qu'un sol qui est productif est

également un sol qui est fertile. D'ailleurs dans son article, Grime semble assimiler la productivité d'un site à sa fertilité dans la mesure où il utilise ces mots de manière pratiquement interchangeable (Grime, 1977).

Ces termes de productivité et de fertilité du sol sont souvent associés dans la littérature; notamment l'idée qu'un sol fertile induit une grande productivité et qu'un sol productif est un sol fertile. La distinction étant que la fertilité semble être une propriété du sol et la productivité une propriété des plantes, mais il est généralement admis que la productivité végétale est l'expression de la fertilité du sol (Wopereis *et al.*, 1999; Watson *et al.*, 2002; Smaling et Dixon, 2006; Reynolds et Haubensak, 2009). En particulier, que la production des écosystèmes est causée par cette fertilité générale du sol à laquelle toutes communautés répondent.

Il y a une multitude de définitions différentes de la fertilité. On peut déjà voir un exemple dans la littérature en langue allemande (Fig. 1.5). Il n'est pas nécessaire de regarder cette figure en détail, mais on peut se rendre compte du grand nombre de définitions différentes, et seulement dans la langue allemande. C'est la même chose dans les autres langues. En effet, selon Syers et Springett (1984), « Soil fertility » sont des termes fréquemment employés, mais sont souvent très peu définis. Un concept qui est largement utilisé, peu défini et manquant de quantification, représente une faiblesse importante, ou « loose foundation stone » (Shipley *et al.*, 2016). Selon Brady (1974), la définition de fertilité est la capacité inhérente d'un sol à fournir des nutriments aux plantes dans des quantités adéquates et des proportions appropriées. Selon Abbot et Murphy (2007), la fertilité du sol peut être définie comme la capacité d'un sol à soutenir les besoins physiques, chimiques et biologiques pour la croissance végétale pour la productivité, la reproduction et la qualité (considérée dans le sens du bien-être humain ou animal apporté par l'utilisation des plantes à la fois comme nourriture ou fourrage) afférant au type de plante, au type de sol, à son utilisation et aux conditions climatiques. C'est cette définition qui semble être retenue dans la review de Diacono et Montemurro (2010). Bardget *et al.* (1999) vont quant à eux associer une baisse de la minéralisation des nutriments et de la productivité végétale à une baisse de la fertilité.

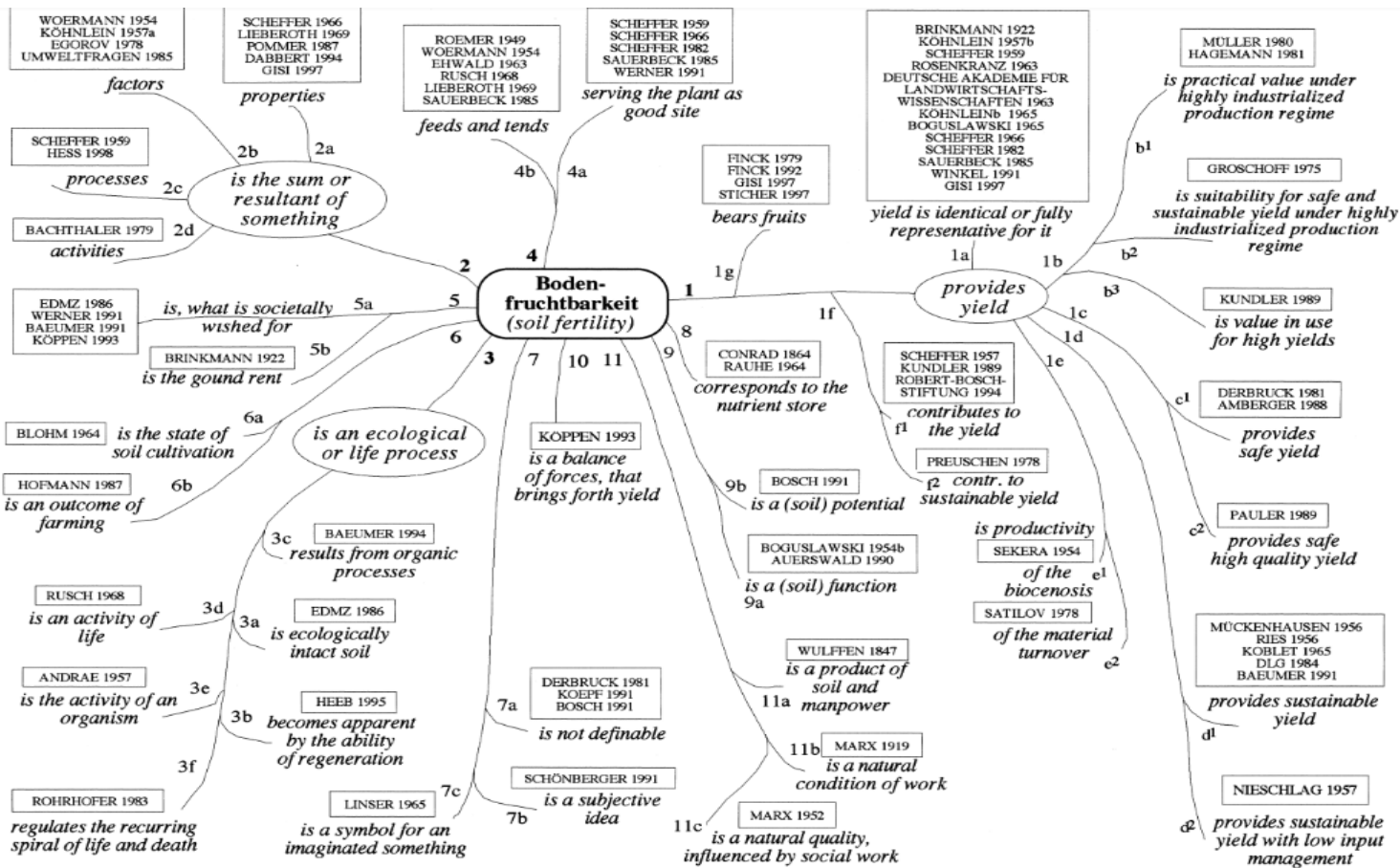


Figure 1.5 : La fertilité du sol dans la littérature en langue allemande.

Système hiérarchique du contenu des papiers en prenant en compte leurs similarités. Certaines publications apparaissent plusieurs fois. Les courtes affirmations en italique montrent ce qui est affirmé dans les papiers. Les affirmations communes sont marquées sur les branches principales. Les numéros sont mentionnés dans le texte original. Tirée de Patzel et al. (2000).



Il apparaît qu'il n'y a pas de consensus à propos d'une définition claire de la fertilité et par conséquent, il n'y a pas non plus de consensus sur la manière de la mesurer. Tel que souligné par Ordoñez *et al.* (2009), bien qu'il existe une multitude de mesures qui peuvent être utilisées comme des proxies de la fertilité du sol, il y a peu de cohérence à travers les études à ce sujet. En effet, que ce soit dans le contexte de l'agriculture (Tab. 1.2) ou bien dans le contexte de l'écologie (Tab. 1.3), il existe une multitude de méthodes pour mesurer la fertilité.

**Table 1.2 : Différentes méthodes de mesure de la fertilité du sol en agriculture.**

| Authors                       | quantification of fertility                                  | methods   | scale                          |
|-------------------------------|--|---|--------------------------------|
| brewster et al. (1976)        | fertilization different levels of P                          | soil solution concentrations $56 \text{ and } 800 \times 10^{-6} \text{ M}$   | Canola monoculture             |
| Tilman and Wedin (1991)       | N input  | addition of $6.55 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ of N as $\text{NH}_4\text{NO}_3$  | monoculture of 5 herbaceous    |
| Sanchez et al. (1997)         | N, P, K inputs   | organic or mineral forms  | Agriculture at scale of Africa |
| Clay et al. (1998)            | food production (biomass)                                    | -   | Agriculture at scale of Africa |
| Bardgett et al. (1999)        | N inputs gradient  | 0 or $280 \text{ kg N ha}^{-1}$   | grassland microbial community  |
| Treseder and Vitousek (2000)  | N, P fertilization   | $6 \text{ mg P month}^{-1}$ (as triple superphosphate) and $22.5 \text{ mg N month}^{-1}$ for high fertility and $1/10$ of that for low fertility | monospecific                   |
| Mader et al. (2002)           | N, P, K inputs   | $\text{kg ha}^{-1}$   | monoculture                    |
| Dianoco and Montemurro (2010) | soil bulk density, aggregate stability, enzymatic activities | -   | Agriculture global scale       |
| Tilman et al. (2011)          | past N fertilization rates                                   | -   | Agriculture global scale       |

Suivant ces définitions, la fertilité du sol est un concept général et n'est donc pas spécifique aux espèces ou aux variétés. Elle implique à la fois les causes de la fertilité du sol telles que la disponibilité des nutriments et son expression à travers la croissance des plantes.

Pratiquement chaque auteur a sa propre définition et méthode pour mesurer la fertilité du sol. Généralement, il va s'agir de mesurer les causes de la fertilité, typiquement les concentrations ou ratios de concentrations de nutriments dans le sol comme l'azote (N), le phosphore (P) ou le potassium (K), ou bien des propriétés physiques du sol comme la texture. Mais certains auteurs vont par exemple mesurer les activités enzymatiques extracellulaires du sol (Dianoco

et Montemurro, 2010) ou le carbone total du sol (Fujita *et al.*, 2013). Hodgson *et al.* (2011) vont quant à eux mesurer les traits fonctionnels comme un proxy de la fertilité du sol.

**Table 1.3 : Différentes méthodes de mesure de la fertilité en écologie des communautés.**

|  |   |   |  |
|--|---|---|--|
| Goodland and Pollard (1973)            | N, P, K, Ca, Mg, Al   | KCl extraction and titration against EDTA and eriochrome for Ca+Mg and against NaOH with bromothymol for Al. HCl/H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> extract in flame photometer for K and with acid molybdate in a colorimeter for PO <sub>4</sub> <sup>-</sup> . Oxidation with Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub> and KMnO <sub>4</sub> for total N. | forest community   |
| Grime (1977)                           | Nutrient levels (N but not only)  | -   | plant communities  |
| Vesterdal and Raulund-Rasmussen (1998) | N, P, K, Ca, Mg   | dry combustion for N, flow injection analysis for P and atomic absorption spectroscopy for the rest   | forest community   |
| Henry et al. (1999)                    | gradient of fertilization N, P, K   | 18-6-12, NPK; 0,8, 16, and 32 g N·m <sup>-2</sup> ·yr <sup>-1</sup> )   | herbaceous community   |
| Moran et al. (2000)                    | pH, OM, P, K, Ca, Mg, Al  | fertility index according to Alvim (1974)   | Amazonia   |
| Pontes et al. (2007)                   | N supply  | mineral N (NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> ) supply (12 or 36 g N m <sup>-2</sup> year <sup>-1</sup> )  | grassland communities  |
| Ordóñez et al. (2009)                  | Total N and P, C:N ratio, N and P mineralization rate   | -   | communities (474 sp, 99 sites)                                   |
| Hodgson et al. (2011)                  | RGR, leaf N and Ellenberg 'Nitrogen Figures'  | -   | 2000 species   |
| Fujita et al. (2013)                   | N mineralization rate, dissolved NO <sub>3</sub> + NH <sub>4</sub> and P, soil total C, N and P | 2 methods for P: ammonium lactate-acetic acid extraction and Olsen extraction. 1M KCl extraction for NO <sub>3</sub> + NH <sub>4</sub> mineralization rates.  | communities (134 sites: 51 in common with Ordóñez et al. (2009)) |
| Louault et al. (2017)                  | fertilization with mineral N, P, K  | NPK; 264 kg N·ha <sup>-1</sup> , 33 kg P·ha <sup>-1</sup> and 189 kg K·ha <sup>-1</sup> )   | grassland communities (same site as Pontes et al.)               |

Il y a une multitude de méthodes et d'outils pour mesurer la fertilité du sol, la plupart développés pour l'agriculture. Au-delà de ces mesures de concentration ou de texture, il existe également des indices de fertilité comme par exemple le nutrient index (NI), qui se base sur le nitrogen nutrient index (NNI) et le phosphorus nutrient index (NPI), le BCSR, qui est le rapport de saturation en cations basiques (Basic cationic saturation ratio), ou encore le

SLAN, qui est le niveau suffisant de nutriments disponibles (Sufficiency level of available nutrients).

### 2.3. D'autres outils pour mesurer la fertilité du sol

Il existe d'autres méthodes de mesure de la fertilité, sous la forme d'indices. On peut par exemple parler du nutrient index.

NI. Il s'agit de l'indice de nutrition du sol. Il est calculé à partir de l'index de nutrition de l'azote (NNI) et de l'index de nutrition du phosphore (PNI) selon les calculs proposés par Duru et Ducrocq (1997) et Jouany *et al.* (2004) comme suit :

$$NNI = \frac{\%N_{measured}}{\%N_{optimum}} \times 100$$

Avec %N<sub>measured</sub> en g 100 g<sup>-1</sup>

et %N<sub>optimum</sub> = 4.8 × (above ground biomass)<sup>-0.32</sup>

avec above ground biomass en t ha<sup>-1</sup>

$$PNI = \frac{\%P_{measured}}{\%P_{optimum}} \times 100$$

avec %P<sub>optimum</sub> = 0.15 + 0.065 × %N<sub>measured</sub>

Nutrient Index :

$$NI = \frac{2NNI + PNI}{3}$$

Pour chacun de ces indices, plus la valeur mesurée est proche de cent et plus elles sont proches des valeurs optimales.

D'autres indices sont également utilisés, on peut parler du BCSR ou du SLAN par exemple. Selon Kopittke et Menzies (2007), les concentrations en Ca, Mg et K sont généralement interprétées en utilisant deux méthodes différentes: soit en utilisant Le BCSR, soit en utilisant le SLAN. Le concept de BCSR a été très étudié dans les années 1940 par Bear et ses collaborateurs dans le New Jersey, ce qui a conduit au concept de sol « idéal » avec 65% Ca, 10% Mg et 5% K (Bear *et al.*, 1945 ; Bear et Toth, 1948). Mais ces idées sont battues en

brèche par McLean, qui a également travaillé sur le BCSR dans les années 40, qui affirme que dans l'ensemble «il n'y a pas de range ou de ratio idéaux du BCSR» (Eckert et McLean, 1981). Et que « l'emphase devrait être portée à fournir des niveaux suffisants mais pas excessifs de chaque cation plutôt que de chercher à atteindre un ratio favorable de saturation de cations basiques qui, à l'évidence, n'existe pas » (McLean *et al.*, 1983). Aujourd'hui le BCSR n'est principalement utilisé que pour faire des recommandations de chaulage (Eckert et McLean, 1981 ; McLean *et al.*, 1983). Il existe également d'autres classes de méthodes qui utilisent la composition (*i.e.* proportions) non seulement pour décrire, mais aussi pour analyser les données en écologie. Par exemple, l'approche CVA (Critical Value Approach), le DRIS (Diagnosis and Recommendation Integrated System), qui est une analyse bivariée ou encore le CND (Compositional Nutrient Diagnosis) qui est une analyse multivariée par quotients de logarithme (Aitchison, 1982, 1983) qui a été développée par Parent et Dafir (1992) et est toujours utilisée (Parent *et al.*, 2013) dans le but de diagnostiquer le statut nutritionnel de feuilles. Toutes ces méthodes, développées pour l'agriculture, permettent de dresser des diagnostics (*i.e.* déterminer quel est l'élément limitant), mais elles ne sont pas faites pour comparer la fertilité entre des endroits où (i) les conditions environnementales sont différentes et (ii) les espèces sont différentes. C'est pourquoi elles ne sont pas adaptées pour mesurer la fertilité du sol qui s'applique à l'échelle multi-spécifique d'une communauté de plantes d'une façon comparable d'un endroit à un autre.

#### 2.4. Notion d'élément limitant

Justus von Liebig va populariser un principe développé par Carl Sprengel (1828), la loi de Liebig du Minimum, aussi appelée loi de Liebig ou loi du Minimum. Ce principe veut que la croissance végétale ne soit pas contrôlée par la quantité totale de nutriments, mais seulement par la ressource la plus rare (facteur limitant). Il y a un principe équivalent bien connu en chimie. Il s'agit du fait qu'à moins de travailler à des proportions stœchiométriques, une réaction chimique est limitée par la concentration de l'élément le moins abondant, aussi appelé l'élément limitant. La même notion d'élément limitant s'applique à la croissance et

aux différents mécanismes d'une plante, elle-même étant le produit d'un grand nombre de réactions chimiques. En effet, les différentes parties et fonctions des plantes ne vont pas être affectées de la même façon par les différents nutriments du sol et c'est probablement dû à des mécanismes éléments-spécifiques ou des effets stœchiométriques (Ordoñez *et al.*, 2010). Cette notion d'élément limitant s'applique à l'échelle spécifique. Par exemple, la croissance d'une espèce peut être limitée par l'azote (N) (Vitousek *et al.*, 1993), par le phosphore (P) (Herbert et Fownesi, 1995), ou par N ou P (Vitousek et Farrington, 1997). De nombreuses méthodes utilisées en agriculture s'appuient sur la loi du minimum de Liebig et visent à déterminer quels sont les éléments limitant la croissance végétale de manière à pouvoir dresser un diagnostic et apporter ces éléments en quantité suffisante pour pouvoir lever cette limitation et augmenter les rendements. Ces méthodes et ces outils, tous conçus dans le but de dresser des diagnostics, vont être ajustés pour des climats particuliers, des espèces particulières et des sols particuliers, souvent dans des cultures monospécifiques. Parce que ces outils sont très spécialisés, ils sont très efficaces aux échelles où ils sont utilisés. Mais peuvent-ils être utilisés pour mesurer les gradients de fertilité du sol qui s'appliquent à l'échelle multi-spécifique d'une communauté de plante?

### **3. Relation fertilité du sol – Traits fonctionnels**

#### *3.1. Impossibilité d'appliquer la notion d'élément limitant aux communautés*

L'utilisation en écologie des communautés, des outils vus précédemment ou de la loi du minimum de Liebig est critiquée. Notamment parce que certaines plantes peuvent allouer plus d'efforts à la collecte de ressources rares et moins à la collecte de ressources abondantes (Bloom *et al.*, 1985). Il en résulte que les différentes plantes d'une communauté ne vont pas utiliser et avoir besoin des mêmes nutriments ou ratios de nutriments. Par conséquent, cette notion d'élément limitant, s'appliquant à l'échelle monospécifique, ne s'applique probablement pas à une communauté de plantes. Selon Chapin III *et al.* (1986), la loi du minimum de Liebig a été développée pour parler d'une espèce unique ou d'une monoculture.

Mais ce principe ne peut pas être extrapolé facilement aux communautés de plantes, car contrairement aux espèces uniques, les espèces à l'intérieur d'une communauté sont capables d'ajuster leur stœchiométrie à celle des ressources. Ce mécanisme résulte des effets d'exclusion compétitive et de coexistence entre les espèces et dépend de la diversité de la communauté (Danger *et al.*, 2008). Effectivement, la disponibilité des ressources du sol est connue pour être un filtre environnemental important, limitant la composition de la communauté aux espèces du pool régional qui ont les caractéristiques prérequisées pour persister sur un site (Tilman, 1982 ; Grime, 2006). Il en résulte que les espèces à l'intérieur des communautés de plantes vont s'ajuster en fonction de leurs propres caractéristiques et de celles de l'environnement.

De plus, nous avons vu qu'il existe une multitude de définitions de la fertilité et de méthodes différentes pour la quantifier, que ce soit en agriculture ou bien en écologie (Fig. 1.5, Tab. 1.2;1.3). Le but n'est pas de choisir une méthode et d'imposer cette méthode pour les analyses de sol. Puisque dans certains endroits, les chercheurs vont par exemple mesurer l'azote, car c'est la variable à laquelle les plantes répondent dans leur système, tandis que dans un autre endroit on mesurera le phosphore pour les mêmes raisons. Les deux mesures, de N d'un côté et de P de l'autre ont du sens, mais ne peuvent pas être comparées entre elles. Dans la littérature, nous n'avons trouvé aucune méthode qui permette de comparer la fertilité entre deux endroits où les causes de la fertilité sont différentes.

Finalement, un objectif de l'écologie des communautés est d'être capable de quantifier les relations qui lient la fertilité du sol à la production de biomasse des plantes. Or cette relation entre la fertilité du sol et la réponse des plantes est dépendante de l'espèce. En effet, les espèces ont toutes des vitesses spécifiques de croissance différentes et la conversion entre les nutriments contenus dans le sol et la production de biomasse végétale est spécifique à chaque espèce.

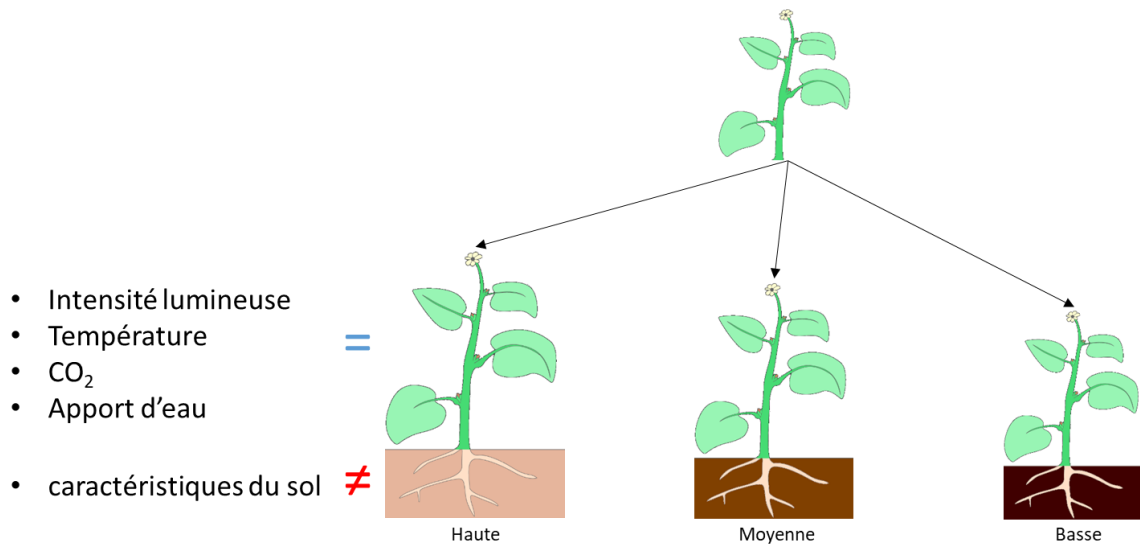
Pour toutes ces raisons, il est difficile, voire impossible, de quantifier la fertilité du sol qui s'applique à l'échelle multi spécifique d'une communauté végétale d'une façon comparable d'un endroit à l'autre en utilisant une même variable.

L'objectif final de mon doctorat est de tester les hypothèses et les prédictions qui ont été régulièrement émises en écologie des communautés par différents auteurs (*e.g.* Grime, 1977

ou Ordoñez *et al.*, 2009). C'est-à-dire, que certains traits fonctionnels vont varier avec un gradient de fertilité du sol auquel toutes les plantes répondent. Pour pouvoir tester ces hypothèses, il faut être capable d'un côté de mesurer les traits fonctionnels, et de l'autre de mesurer la fertilité du sol. Nous avons vu précédemment qu'il était possible de mesurer les traits fonctionnels de façon reproductible d'une étude à l'autre, mais que les outils utilisés actuellement pour mesurer la fertilité du sol ne permettent pas de comparer les mesures de fertilité. Pour répondre à notre objectif final, il va d'abord être nécessaire de développer une méthode afin de pouvoir quantifier la fertilité du sol de façon reproductible d'une étude à une autre. Pour cela, nous allons la mesurer de façon indépendante des caractéristiques du sol.

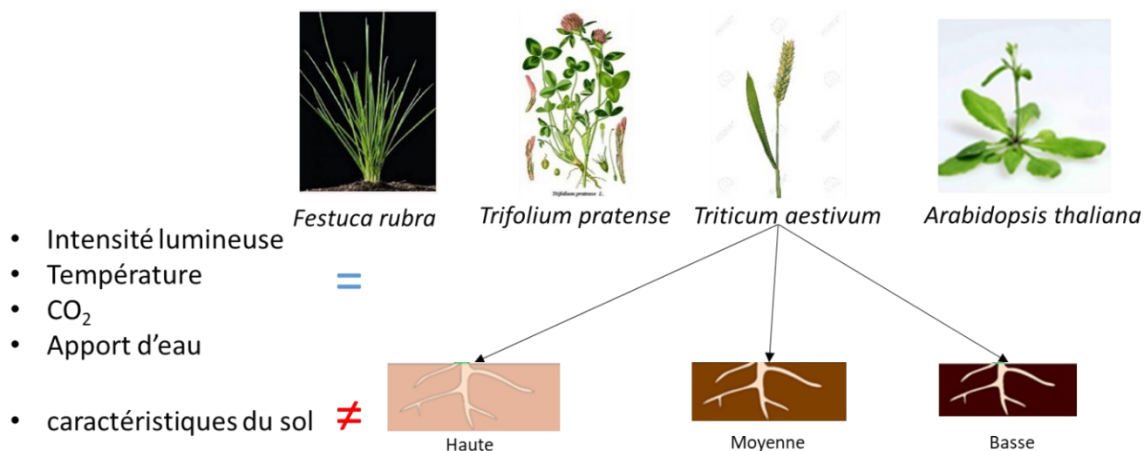
### *3.2. Définition de la fertilité du sol*

D'après Watson *et al.* (2002), les relations qui lient les composantes du sol et la quantité des productions agricoles sont complexes, et par conséquent il est difficile d'isoler la fertilité du sol de la production de biomasse ou des aspects environnementaux du système. En effet, il est généralement admis que la productivité végétale est l'expression de la fertilité du sol. La productivité serait donc causée par la fertilité. La définition que je vais proposer est que lorsque l'on fixe les variables environnementales connues pour affecter la production de biomasse (intensité lumineuse, température, pluviométrie, etc.), la fertilité généralisée du sol (*i.e.* qui s'exprime à l'échelle multispécifique d'une communauté) est une propriété du sol qui cause la production de biomasse et n'est exprimée que par les plantes. Selon cette définition, compatible avec la grande majorité des définitions que l'on peut trouver dans la littérature, la réponse des plantes, ou vitesse spécifique de croissance, est causée par cette propriété du sol que l'on appelle fertilité généralisée. Plus sa valeur est élevée, et plus les plantes vont avoir une productivité élevée. La figure 1.6 illustre cette définition.



**Figure 1.6 : Illustration de notre définition de la fertilité généralisée du sol.**

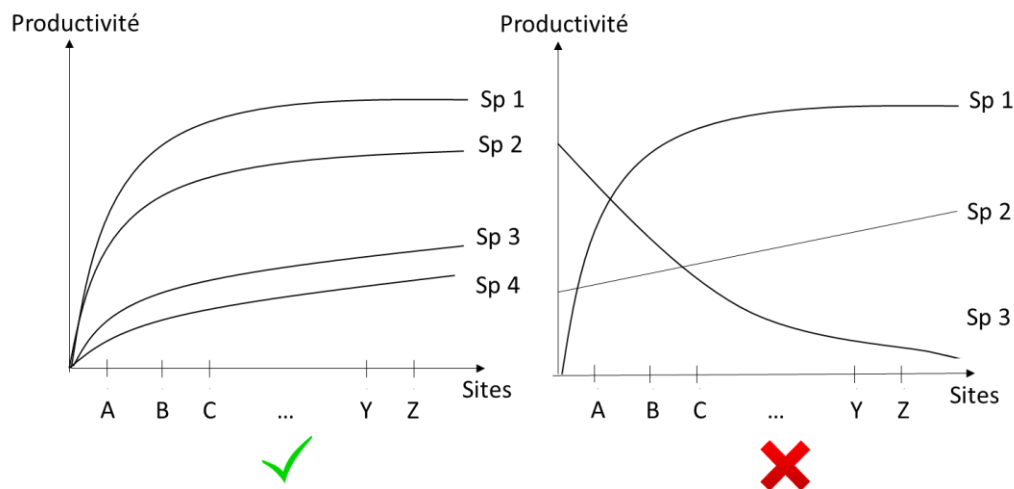
Si on fait pousser des clones d'une même plante dans différents sols après avoir contrôlé les variables qui affectent la croissance des plantes exceptées les caractéristiques du sol, alors la différence de croissance des plantes dans les différents sols sera un proxy des différences de fertilité de ces sols. Puisque nous nous servons des plantes comme un instrument de mesure, on peut alors d'elles comme étant des phytomètres (Clements et Goldsmith, 1924).



**Figure 1.7 : Illustration de notre définition de la fertilité généralisée appliquée à 4 espèces.**



Si on veut étendre cette définition à plusieurs espèces (Fig. 1.7), et que l'on maintient les variables qui affectent la croissance des plantes, alors, on s'attend à ce que les réponses des espèces soient corrélées entre elles (Fig. 1.8a).



**Figure 1.8 : Réponses supposées des plantes à la fertilité généralisée du sol.**

*(a) réponses corrélées, (b) réponses non corrélées.*

En effet, ces réponses peuvent être quantitativement différentes puisqu'on a vu que les espèces de plantes avaient des vitesses spécifiques de croissance différentes. Mais on s'attend à ce que ces réponses soient positivement corrélées. C'est-à-dire qu'elles soient qualitativement dans le même sens. Si c'est le cas, alors, grâce au modèle que je vais présenter dans la prochaine partie, on sera capable de prédire et quantifier cette variable du sol qui induit cette réponse commune. Nous avons appelé cette variable, la fertilité généralisée du sol puisqu'elle s'applique à un ensemble d'espèces. En revanche, si ces réponses ne sont pas corrélées (Fig. 1.7b), alors ça veut dire que les espèces répondent à des variables du sol différentes. Dans ce cas notre modèle ne fonctionnera pas et il ne sera pas possible de quantifier la fertilité généralisée. Maintenant, comment peut-on utiliser la réponse corrélée de nos espèces pour quantifier la variable qui induit et cause cette réponse commune. La modélisation d'équations structurelles permet de mettre en évidence des relations causales et de les tester.

### 3.3. Équations structurelles

Depuis toujours en écologie, on nous dit que les corrélations n'impliquent pas nécessairement la causalité et que le seul moyen de tester la causalité passe par l'utilisation des expériences randomisées. Ce n'est pas tout à fait vrai. Notamment, il est possible d'utiliser la modélisation par équations structurelles (structural equation modelling (SEM)) pour montrer des relations causales.

Lorsque deux variables X et Y sont corrélées, il y a trois scénarios possibles. X cause Y. X est causé par Y. Ou bien, une troisième variable Z cause à la fois X et Y. Toute l'élégance de Fisher (1925), va être d'utiliser les expériences randomisées pour montrer qu'un de ces scénarios n'est pas possible, qu'un autre est peu probable, laissant seulement un des scénarios comme la seule explication probable. Pour illustrer ce raisonnement, on peut considérer X comme un ajout de fertilisant dans un champ et Y comme un rendement agricole. Un expérimentateur, disposant d'un terrain divisé en 30 parcelles, va ajouter du fertilisant à 15 parcelles choisies aléatoirement parmi les 30 et aucun fertilisant aux autres. Par définition, une conséquence ne peut pas être antérieure à sa cause. Or, l'ajout de fertilisant est antérieur à la croissance des plantes. Donc, puisque le rendement agricole est postérieur à l'ajout de fertilisant, le rendement ne peut pas causer l'ajout de fertilisant. On peut éliminer le scénario Y cause X. Les scénarios restants sont X cause Y et Z cause X et Y. Maintenant, l'expérimentateur va s'assurer, par la randomisation, que les parcelles qui reçoivent du fertilisant sont tirées aléatoirement. Il va alors être possible de calculer la probabilité que les corrélations observées entre X et Y soit dues à une variable Z, qui serait ségréguée différemment dans les sols ayant reçu du fertilisant ou non. En effet, il serait possible que la variable Z (disponibilité en eau par exemple) se retrouve par chance (*i.e.* par hasard) plus élevée dans les 15 parcelles recevant du fertilisant que dans les 15 parcelles n'en recevant pas. Il est possible de calculer la probabilité d'un tel événement, et dans le cas de 30 parcelles, elle est environ de  $5 \times 10^{-8}$ . Il n'est pas possible d'exclure la possibilité qu'une variable Z cause X et Y mais on va montrer que la probabilité d'un tel événement est très faible et qu'il est très probable que X cause Y, et que l'ajout de fertilisant cause l'augmentation de rendement agricole.

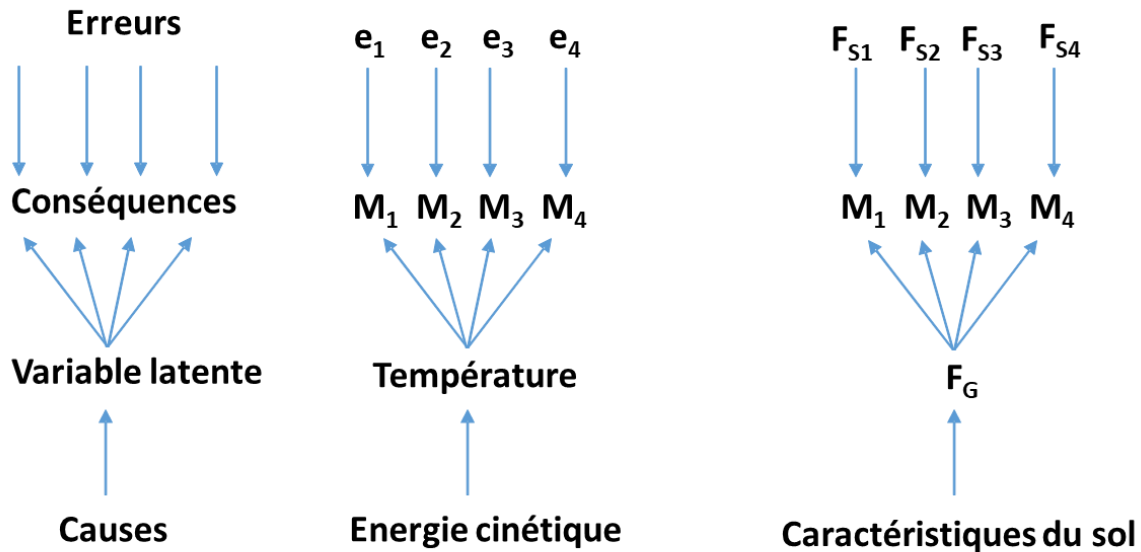
Dans une expérience randomisée, le design expérimental va permettre de contrôler, physiquement, la manière dont sont ségréguées les variables. Les équations structurelles vont permettre de contrôler les variables, non pas physiquement par le design expérimental, mais statistiquement, par le conditionnement statistique (Shipley 2016, page 20). La modélisation par équations structurelles va donc permettre de montrer, par les statistiques, les relations causales qui peuvent exister entre deux variables corrélées.

Dans ce contexte, si la productivité des plantes est bien causée par une propriété du sol, que l'on a appelée fertilité généralisée, alors on va pouvoir utiliser les équations structurelles pour montrer ces relations. Notamment, si les réponses des plantes sont positivement corrélées entre elles, alors nous allons pouvoir utiliser les équations structurelles et en particulier la notion de modèle de mesure de variable latente (Bollen, 1989; Grace, 2006; Shipley, 2016) afin de prédire et quantifier les valeurs de cette variable du sol qui induit cette réponse commune.

### *3.4. Modèle de mesure de variable latente*

Une variable latente est une variable qu'on ne peut pas ou qu'on ne veut pas mesurer. Pour comprendre ce que c'est, on peut parler de la température. Si on la considère comme une variable latente (Fig. 1.9) on peut mesurer la température en utilisant quatre instruments de mesure différents. Un thermomètre au mercure ou un thermomètre à l'alcool qui réagissent à la température par un changement de hauteur de liquide dans une colonne, un thermomètre à résistance, qui répond par un changement de résistance électrique et un thermocouple, qui répond par un changement de la tension électrique ( $M_1$  à  $M_4$ ). Toutes ces différentes mesures sont corrélées positivement, car elles sont toutes causées par la même variable température, qui n'est pas observée directement. Cependant, même si ces mesures sont corrélées, elles ne vont pas être corrélées à 100%, car il faut prendre en compte les erreurs de mesure ( $e_i$ , où  $i$  est la variable de mesure observée).

## Modèle de mesure de variable latente



**Figure 1.9 : Schéma simplifié d'un modèle de mesure de variable latente permettant de mesurer la température ou la fertilité.**

$M_{1-4}$  représentent des instruments de mesure (thermomètres pour la température et phytomètres pour  $F_G$ ) et  $e_{1-4}$  et  $F_{S1-4}$  représentent les erreurs de mesure associées.

Voilà comment on mesure la température. Maintenant, si on est intéressé, mais ce n'est pas obligatoire, il est possible de déterminer les causes de la variable latente. Dans cet exemple, il s'agit de l'agitation moléculaire. Notre modèle de mesure a exactement la même structure. Nous avons la fertilité généralisée du sol ( $F_G$ ) qui cause la réponse de croissance de quatre espèces. À cela il faut ajouter la variance qui n'est pas prise en compte dans le modèle. Voici comment on peut mesurer la fertilité indépendamment des caractéristiques du sol, et donc des causes potentielles de la fertilité. Dans un deuxième temps, si on est intéressé, mais encore une fois ce n'est pas obligatoire, on peut déterminer quelles sont, localement, les causes de la fertilité. Mais cette partie nécessiterait probablement d'être redéveloppée localement par les différents chercheurs puisque les propriétés du sol, et donc les causes potentielles de la fertilité, risquent d'être différentes d'un endroit à un autre.

### *3.5. Objectifs du doctorat*

L'objectif principal de ce doctorat est d'être capable de tester et quantifier mathématiquement les hypothèses qui sont régulièrement émises en écologie des communautés selon lesquelles les valeurs de traits fonctionnels des plantes vont varier en fonction de gradients de fertilité du sol. Nous avons vu qu'il était possible de mesurer les traits fonctionnels de façon reproductible entre les études, mais qu'il n'était pas possible d'utiliser les outils qui sont actuellement utilisés en agronomie pour mesurer la fertilité du sol qui s'applique à l'échelle d'une communauté de plantes. Avant de pouvoir étudier les relations traits fonctionnels – fertilité, il va donc être d'abord nécessaire de développer une méthode de mesure qui permet de comparer la fertilité entre des endroits où les caractéristiques du sol et donc les causes potentielles de la fertilité peuvent être différentes. Pour répondre à cette problématique, nous allons développer une méthode qui permet de mesurer la fertilité de façon indépendante des caractéristiques du sol. Pour cela, nous allons utiliser les équations structurelles, en particulier le modèle de mesure de variable latente. Grâce à ce modèle, nous allons être capables de prédire et quantifier la fertilité généralisée du sol. Ce sera l'objet du deuxième chapitre. Nous allons voir que les réponses des plantes sont corrélées et dans le même sens et que le modèle de mesure fonctionne et nous permet de mesurer la fertilité généralisée du sol. Par la suite, nous allons chercher à améliorer le protocole utilisé dans le chapitre 2 en le comparant à trois autres protocoles plus simples à mettre en place. Ce sera l'objet du chapitre 3. Finalement, en utilisant les quatre méthodes du chapitre 3, nous allons mesurer la fertilité généralisée et les traits fonctionnels du sud du Québec et du sud de la France afin de quantifier les relations qui les relient. Ce sera l'objet du chapitre 4.

## CHAPITRE 2

### THE MEASUREMENT AND QUANTIFICATION OF GENERALIZED GRADIENTS OF SOIL FERTILITY RELEVANT TO PLANT COMMUNITY ECOLOGY

#### 1. Description de l'article et contribution

Un objectif de l'écologie fonctionnelle est d'être capable de prédire la structure et l'assemblage des communautés végétales en fonction de leurs caractéristiques et des gradients environnementaux. C'est quelque chose qui a déjà été fait avec succès en utilisant des modèles comme CATS ou TRAITSPACE, qui ont permis de prédire avec succès l'abondance relative d'espèces en fonction de leurs traits fonctionnels. Une limite de ces modèles est que certains gradients environnementaux ne peuvent pas être mesurés de manière comparable d'un endroit à l'autre. Même si de nombreux écologues y font souvent référence, la fertilité du sol fait partie de ces gradients dont la mesure pose un problème. Bien que ce concept soit très largement étudié en agronomie, les outils qui sont utilisés pour mesurer la fertilité ne sont pas adaptés et ne peuvent pas être utilisés à l'échelle d'une communauté multi-spécifique de plantes. L'objectif de cet article est de développer une méthode afin de mesurer la fertilité généralisée qui s'applique à l'échelle d'une communauté. En particulier, une méthode qui permette de mesurer la capacité d'un sol à faire pousser des plantes de façon indépendante des caractéristiques du sol. L'intérêt étant de pouvoir comparer les mesures de fertilité d'un endroit à l'autre, même si les caractéristiques du sol, et donc potentiellement les causes de la fertilité peuvent être différentes.

Pour répondre à cet objectif nous avons utilisé les équations structurelles et le modèle de mesure de variables latentes appliqué aux taux de croissance relative de 4 espèces de prairies (*F. rubra*, *T. pratense*, *T. aestivum*, et *A. thaliana*) qui ont poussé dans 76 sols du sud du Québec. Notre modèle s'ajuste bien aux données et nous a permis de quantifier la fertilité à

partir de l'équation générée par le modèle de mesure. Nous avons pu déterminer quelles étaient localement, les causes de nos mesures de fertilité. Les causes directes étaient les flux de nitrate, de phosphore et de potassium et les causes indirectes la texture, la teneur MO et la capacité de rétention d'eau ou capacité au champ. Nous avons également montré que nos mesures de fertilité étaient de meilleurs prédicteurs ( $R^2 = 0.432$ ) de la production de biomasse des communautés naturelles lorsqu'elles poussaient dans les mêmes conditions environnementales, sur le campus de l'université que toutes les autres variables mesurées. Cet article nous a permis de répondre à notre premier objectif, qui est de développer une méthode permettant de mesurer la fertilité de façon indépendante des caractéristiques du sol. Pour cet article, j'ai élaboré le dispositif expérimental avec l'aide de Bill Shipley. J'ai collecté les données avec Didier Labarre. J'ai rédigé le manuscrit de l'article avec Bill Shipley. Pendant l'élaboration et l'application de la méthode j'ai également reçu des conseils et de l'aide de la part, de Robert Bradley, Mark Vellend, Benoit Lapointe, Michaël Belluau et Antoine Tardif. L'article a été soumis à Ecology le 8 Juin 2018. Il a été révisé le 12 Septembre 2018 et accepté pour publication le 2 Octobre 2018.

Daou, L. and Shipley. B. (2019) The measurement and quantification of generalized gradients of soil fertility relevant to plant community ecology. Ecology 100(1):e02549. 10.1002/ecy.2549

## 2.The measurement and quantification of generalized gradients of soil fertility relevant to plant community ecology

Daou L. and Shipley B.

### Abstract

We propose an operational definition of soil “fertility” that is applicable to plant community ecology and develop a method of measuring and quantifying it, using structural equations modeling, that is generalizable to soils in different regions whose fertility has different causes. To do this, we used structural equation modelling (SEM). The measurement submodel predicts the latent “generalized fertility”,  $F_G$ , of a soil using four indicator variables: the relative growth rates of *Festuca rubra*, *Trifolium pretense*, *Triticum aestivum* and *Arabidopsis thaliana*. The direct causes of  $F_G$  in this study were the supply rates of  $\text{NO}_3^-$ , P and K as well as three indirect causes consisting in three physical soil properties, but these can change between studies. The model was calibrated using 76 grassland soils from southern Quebec, Canada and independently tested using aboveground net primary productivity (NPP) of the natural vegetation over two growing seasons. Both the measurement submodel and the full SEM fit the data well. The  $F_G$  values predicted 51% of the variance in NPP and was a better predictor than any other single variable, including the actual nutrient flux rates. Furthermore, this model can be applied to grassland soils anywhere because of its modular nature in which the causes and effects of soil fertility are clearly separated.

Key-words: Structural equations modeling; SEM; latent variable measurement model; plant communities; soil fertility gradient; relative growth rate; net primary production; grasslands.



### 3. Introduction

Trait-based community ecology promises to predict the structure of local vegetation (McGill *et al.*, 2006; Shipley *et al.*, 2016) given its position along particular environmental gradients. Two models, CATS (Shipley *et al.*, 2006; Shipley, 2010; Warton, 2015) and TRAITSPACE (Laughlin and Laughlin, 2013) have done this in several case studies (Shipley *et al.*, 2011; Shipley *et al.*, 2012; Baastrup-Spohr *et al.*, 2015). A weakness of these models is that some important environmental gradients cannot be quantified in a way that allows for geographical generalisation, a point made previously by Austin (1980).

One example of this weakness is in quantifying soil “fertility”. Historically, soil fertility has been quantified by measuring its causes: typically, concentrations or fluxes of particular mineral nutrients plus certain physical properties of soils. However, plant growth in different soils is limited by different nutrients and nutrient ratios, and the conversion from soil nutrient concentrations to plant production is species-dependent. Therefore, it has been impossible to date to quantify soil “fertility” at the level of entire plant communities in different regions having different species compositions using a common metric.

Soil “fertility”, with reference to a single genotype, is a relatively unambiguous concept. Imagine that we collect different soils and grow clones of this single genotype on these different soils while keeping constant all those abiotic properties affecting plant growth (irradiance, temperature, carbon dioxide content, water inputs) except those belonging directly to the soil (*i.e.* its physical and biotic components). Given this, the growth rates of this single genotype across soils is an expression of the differences in the productive capacity (“fertility”) of these soils for that genotype. Said otherwise, soil properties, irradiance, temperature, atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and water inputs jointly affect plant growth. If we hold constant all of these environmental variables except for the soil properties, then variation in growth across these soils is an expression of their latent soil fertility.

What if we did this using different genotypes of this species? It would be meaningless to say that one soil is more “fertile” than another if there was no correlation between the growth rates of the different genotypes when growing in the different soils; the variation in growth rates across soils would be entirely due to the differences between genotypes in interaction

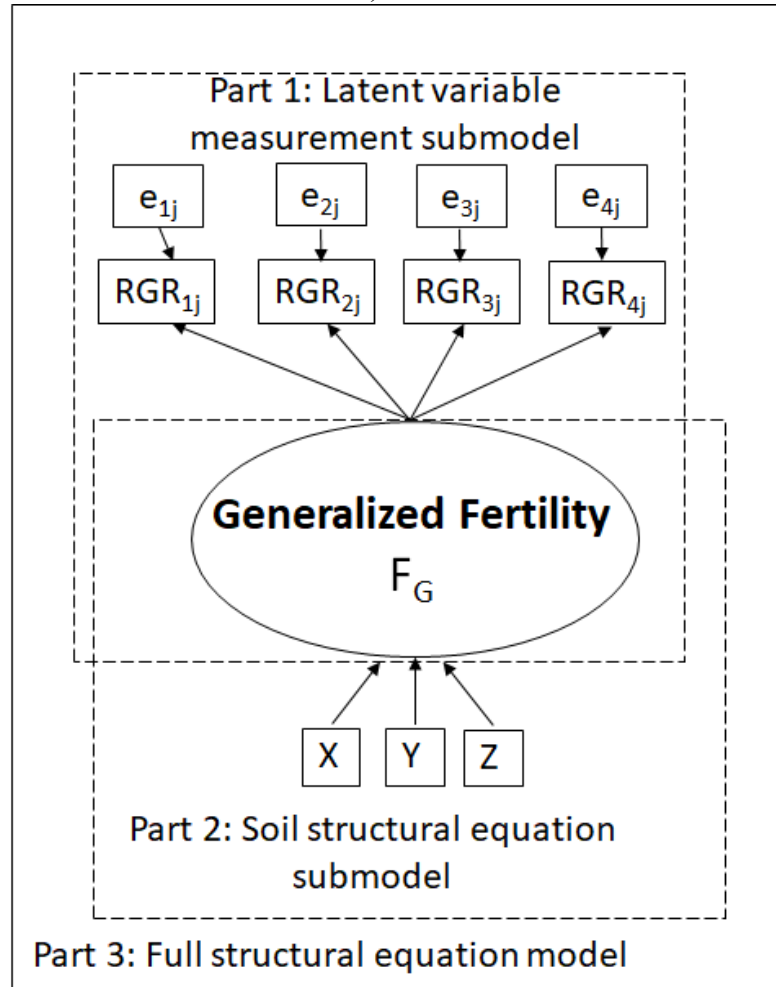
with the soil, not between soils themselves. We could still conceive of a single level of the productive capacity of each soil (“fertility”) that is expressed to a different degree by each genotype if there was a correlation between the growth rates of the different genotypes even though their actual values differed.

The strength of the correlations would depend on two things. First, since the growth rate of a given genotype in a given soil contains measurement error, it is only an imperfect measure of the latent soil “fertility”. Second, while most genotypes of this species might experience the same latent soil “fertility”, some genotypes might not. If so, then some of the differences across genotypes would be due to limitations of the generality of the latent “fertility”.

Plant biologists generally accept this extension of the concept of soil fertility from a single genotype to an entire species. What about entire plant communities? Many leading researchers in the field of plant community ecology make this extension (Grime, 1977, Tilman, 1988, Huston, 1979, Keddy *et al.*, 1997, Craine *et al.*, 2001) since they refer, implicitly or explicitly, to gradients of “soil fertility” along which various properties of the vegetation (not a single species) respond although Austin and Graywood (1994) denied that such an extension is meaningful. It is reasonable to question this extension since this would imply that most genotypes of most species experience the same latent generalized soil “fertility”. Even if this could be done, there currently exists no method of quantifying this community-level measure of generalized soil fertility in a way that can be compared across different geographical locations. This is the goal of our paper.

We use the notion of a measurement model (Bollen, 1989; Grace, 2006; Shipley, 2016) in the context of structural equations modeling. To understand how it can be used to quantify a gradient of soil fertility at the level of plant communities, one can compare it with a well-known measurement problem: measuring temperature in different water bodies. We could use four different measurement devices: a mercury and a liquid alcohol thermometer, which respond to temperature by a change in the height of the column of liquid, a resistance thermometer, which responds to temperature by a change in electrical resistance, and a thermocouple, which responds to temperature by a change in electrical voltage. The values of each of these variables (heights, resistances, voltages) will be different but they will all be

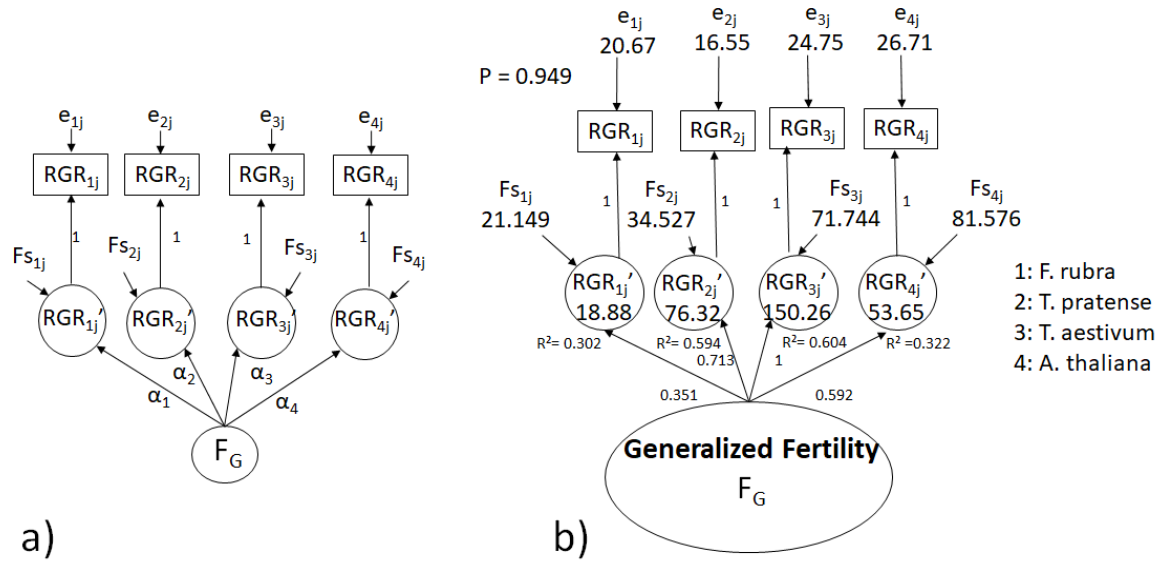
positively correlated because all are responding to the same thing, which is not directly observed (the latent variable called “heat”).



**Figure 2.1 : The three successive parts of the full model.**

*Part one concerns the latent variable measurement submodel. It consists in using the growth responses ( $RGR_{ij}$ s) of four different species in order to predict values for the latent variable  $F_G$ . Part two concerns the soil structural equation submodel. It consists in specifying the causal structure linking the soil variables that cause  $F_G$ . Finally, part 3 concerns the full structural equation model. It consists in identifying all the paths linking the soil variables to the growth responses of the four species.*

They will not be perfectly correlated because each has a degree of measurement error ( $e_i$ ). Our hypothesized measurement model of generalized soil fertility, applicable to entire plant communities, has the same causal structure.



**Figure 2.2 : Measurement models.**

(a) Theoretical measurement model (Fig. 2.1: part 1). (b) Tested measurement model relating the latent generalized soil fertility ( $F_G$ ) to the true values of relative growth rate ( $RGR_{ij}'$ ) of each of the four phytometer species, the measured values of  $RGR_{ij}$ , the pure measurement errors of  $RGR_{ij}$  ( $e_{ij}$ ), and the variation in the true values of  $RGR_{ij}$  that are unique to each species and not related to a common generalized fertility ( $FS_{ij}$ ). Values along the paths are the path coefficients. Also shown ( $R^2$  values) is the proportion of the variance in the  $RGR_{ij}'$  values associated with  $F_G$ . Other values are the variances associated with measurement errors ( $e_{1j}$  to  $e_{4j}$ ), with specific fertility ( $FS_{ij}$ ) and with  $F_G$ . The  $P$ -value indicates the probability to reject the model when data could have been generated according to it. Said otherwise, a  $P$ -value above 0.05 indicates that the model cannot be rejected and can thus, explain the data.

The central part of a measurement model is the phenomenon to be measured; *i.e.* the latent variable. In one case this is “heat” and in the other it is “generalized soil fertility”,  $F_G$ , which represents the common growth response of a “typical” species to a given soil (Figs. 2.1 and 2.2a). Below the latent variable are its causes. In one case this is the average kinetic energy of the molecules and in the other they are the various soil properties (X, Y, Z) that cause variation in this generalized fertility. Above the latent variable are the different observed measuring devices (its effects). For “heat”, these are the different thermometers while for “generalized soil fertility”, these are the growth rates of different species that are all hypothesized to respond in the same way, but with different quantitative values, to the same soil. Finally, the variables identified as  $e_i$  are the “unique variances” of each species: the deviations that are unique to each species.

#### 4. Materials and methods

It is necessary to choose indicator species that are as ecologically different as possible in order to be able to capture the maximum possible diversity in responses while being able to grow them together in the same non-soil abiotic conditions (light, temperature, soil water levels). We therefore chose to work with herbaceous species of open grassland habitats and chose phytometer species that were (i) as different as possible according to their ecology and taxonomy, (ii) have seeds that are easy to acquire by researchers worldwide and (iii) have seeds from recognizable, reproducible and stabilized varieties. We chose *Festuca rubra* (L.) (Creeping Red Fescue), *Trifolium pretense* (L.) (Red Clover), *Triticum aestivum* (L.) (Hard Red Wheat) and *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Columbia). *F. rubra* is a long-day slow growing mycorrhizal perennial grass that dominates in infertile grasslands. *T. pretense* is a short-day fast-growing perennial Fabaceae with root nodules containing *Rhizobium* to fix nitrogen. *T. aestivum* is a short-day fast growing mycorrhizal annual crop grass that has been selected for high fertility agricultural soils. *A. thaliana* is a long-day fast growing annual in the Brassicaceae without mycorrhizae. These four species are all capable of using both nitrate and ammonium as nitrogen sources (Cramer and Lewis, 1993; Näsholm *et al.*, 2000; Streeter

*et al.*, 2000; Sarasketa, 2014). More information about the ecology of these species is available in Appendix B1.

We sampled soils from 76 uncultivated grassland sites within a 4900 km<sup>2</sup> region in southern Quebec (Canada) (Appendix B2). None of these sites were mown, grazed or maintained in any way and they were chosen to be representative of all the major soil types of the region using pedological maps. Nevertheless, the majority of these sites were historically forested and are now grasslands due to human activity. Some may have been cultivated and/or fertilized at some point in their past. We finally chose sites that maximized the visual variation in aboveground biomass within each area, assuming that differences in biomass would be indicative of differences in soil fertility. At each site we collected 16 soil cubes (8 x 8 x 9 cm), each one placed intact in a plastic container while maintaining its natural structure. These were dried at room temperature and then stored at 4 °C. We used four soil cubes for the growth experiment for each of the four species. Four additional soil cubes (10.5 x 10.5 x 12 cm) were collected and used to measure nutrient fluxes (PRS® probes; see below).

The vegetation growing in all these soil cubes was removed prior to storage, using a contact herbicide (Roundup®). Additionally, approximately 1 kg of fresh soil was collected to measure soil physical and chemical variables. Finally, another set of soil cubes (42 x 32 x 23 cm), along with their natural vegetation, were placed in containers with drainage holes and placed outside at the Sherbrooke University campus (45.380167°, -71.926420°) for two growing seasons to assess biomass production of the natural vegetation of the soils when grown in the exact same abiotic conditions of temperature, light intensity and precipitation. The following experiment was repeated four times in the same growth room, once per species, while maintaining constant air temperature and humidity and constant watering schedules. This was done both for practical reasons and, more importantly, because different species required different day/night cycles. We used two 1000 W high pressure sodium horticultural lamps using a 12/12h day/night schedule for *A. thaliana* (daily quantum yield of 3.7 mol m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup>) and 16/8h for the 3 others (daily quantum yield of 4.9 mol m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup>). The shorter day length for *A. thaliana* was necessary to prevent flowering, which reduces vegetative growth. Temperature was 26.5 °C (±2 °C) and relative humidity 31 % (±8 %).

Each experiment contained a single species and involved  $76 \times 4 = 304$  pots (8 x 8 x 9 cm), *i.e.* four pots per site. These 304 pots were randomly placed in the growth room. Prior to seeding, the pots were watered (see below) for 2 weeks and left to stabilize. In each pot we planted sufficient seeds to produce 4 individuals and excess individuals were removed 3 days after germination with the goal of keeping individuals within a pot spaced apart. Each pot was watered two days in a row (25 mL each time) and then one day without watering in order to both prevent severe water limitation and to allow the natural variation in soil water-holding capacity to be expressed. Two of the four plants per pot were randomly chosen and cut at ground level, dried, and weighted at each of two harvest periods. The actual harvest dates varied between species in order to ensure sufficient growth had occurred between harvests to be able to measure relative growth rates. The two harvest days (days after germination) for each species were (33, 50) for *F. rubra*, (14, 30) for *T. pretense*, (6, 20), for *T. aestivum*, and (19, 30) for *A. thaliana*. We measured aboveground relative growth rates (RGR,  $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) for each of the four species growing in each of the 76 soils from these dry weights. In such controlled conditions, the aboveground RGR is essentially identical to RGR of the whole plant (Shipley, 1989).

During the first of the four growth experiments, described above, we also placed  $4 \times 76 = 304$  pots (10.5 x 10.5 x 12 cm) in the same growth room and treated them exactly like the others, except that we did not plant any seeds and they were watered with 50 mL. These pots received the same watering schedules as described above. The increase in the amount of water was due to the approximate doubling of the soil volume needed to accommodate the nutrient probes. Instead of planting seeds, we placed paired (anion and cation) Plant Root Simulator (PRS®) probes (WesternAg Company) into the soil, which consist of a thin ion-exchange resin membrane (10 cm<sup>2</sup>) in a plastic holder. These were left in the soil for 14 days and then returned to the WesternAg Company for analysis. The measured ions were nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ), ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), phosphorus (P), potassium (K), Calcium (Ca), magnesium (Mg), manganese (Mn), iron (Fe), copper (Cu), zinc (Zn), boron (B), sulphur (S), lead (Pb), aluminium (Al), and cadmium (Cd).  $\text{NO}_3\text{-N}$  and  $\text{NH}_4\text{-N}$  were analyzed colorimetrically using an automated flow injection analysis system and all remaining nutrient ion contents in the eluate were measured using inductively-coupled plasma spectrometry. The average of the

four measures of flux rate of each ion from the soil solution is expressed as micro grams per 10 cm<sup>2</sup> for a 14 day period.

We also measured three soil properties. These three measures were taken from soils from the same sites after sieving through a 2 mm screen. The soil water holding capacity (WHC, g of water per g of soil dried at 105 °C) was determined using the gravimetric method (Clarke Topp *et al.*, 2007). The soil pH (Hendershot and Lalande, 2007) was measured using 2 g of dried soil in 8 mL of double distilled water and after mixing every 30 minutes for 1 h. The percent soil organic matter content was measured via loss on ignition (Ben-Dor and Banin 1989) after drying at 105 °C and then heating for 12 h at 400 °C. The proportion of sand, silt and clay was determined by the hydrometer method (Kroetsch and Wang, 2007), by using 40 g of mineral soil (*i.e.* heated for 12 h at 400 °C) in a 1 L graduated cylinder containing 100 mL of dispersing agent (93 g of sodium hexametaphosphate and 7 g of sodium bicarbonate per liter of water) completed to 1 L with distilled water.

Statistical analyses were performed using the R software version 2.13.2 (R Development Core Team, 2013), including the arm (Gelman *et al.*, 2007), lavaan (Rosseel, 2012), ade4 (Dray and Dufour, 2007) and lme4 (Bates *et al.*, 2015) packages. We estimated RGR values using linear mixed-effects models applied separately for each species on 923; 1198; 1191 and 1195 individuals for *F. rubra*, *T. pretense*, *T. aestivum*, and *A. thaliana* respectively as  $\ln(\text{biomass, mg}) \sim \text{age (fixed effect, days)} + \text{soil (random effect)}$  (see Appendix B5 for detailed R code). We did not include nesting of individuals within pots in these models because these contributed essentially nothing to the random variation. The slopes (*i.e.* RGR, mg g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) were random effects whose values per soil were estimated as Best Linear Unbiased Predictors (BLUPs), obtained via the predict() function. The intercept was a fixed parameter because this measures the plant mass of that species at the day of germination (t = 0) and this mass will not vary between soils. Finally, we estimated the pure measurement error variances of the RGR values of each species as the sum of the squares of the standard errors associated with the fixed and random components of the slopes. Since not all soils had exactly the same number of individuals, these measurement errors varied very slightly across soils for a given species and we used the average value per species in the measurement model described next.



The measurement model is specified as a confirmatory factor model (Fig. 2.2A). This model forces the patterns of covariation between the RGR values of the four species across soils to be entirely caused by a single latent variable representing the productive capacity (“generalized” fertility,  $F_G$ ) of a given soil to which these different species are responding in the same way but with different quantitative values. The true values in the statistical population ( $RGR'_{ij}$ ) are only estimated with a known measurement error by the actual measures ( $RGR_{ij}$ ). Thus the path coefficients between the actual measured values of RGR for each species  $i$  growing in soil  $j$  in our experiment and their true values in the statistical population ( $RGR'_{ij}$ ) are fixed to one, with variances of the pure statistical measurement errors ( $e_{ij}$ ) fixed to those values estimated in the mixed-model regressions (described above):

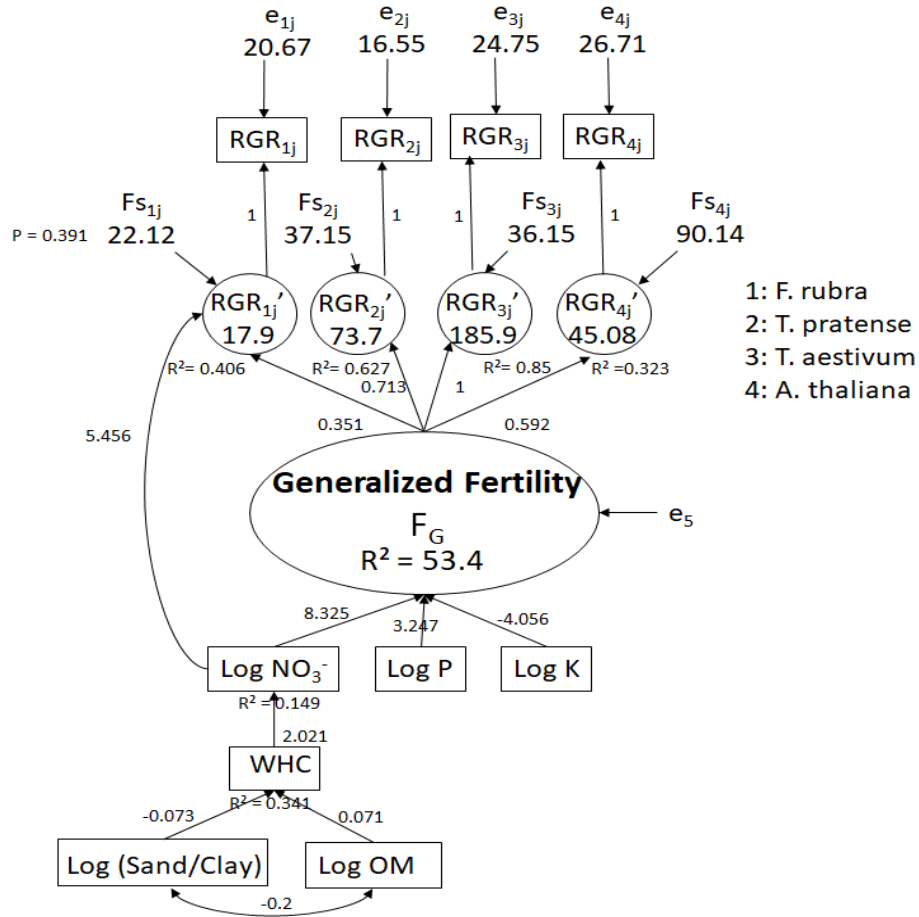
$RGR_{ij} = 1RGR'_{ij} + e_{ij}$ . The values are then linked to the latent  $F_G$  as. Units of  $F_G$  were defined by fixing the path from it to the true RGR of wheat to 1; thus, a one-unit increase in  $F_G$  causes an increase of one  $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$  in RGR of wheat. The variance of  $e_{ij}$  is variation in the RGR of species  $i$  in soil  $j$  that is not caused by either generalized soil fertility ( $F_G$ ) or by statistical measurement error ( $e_{ij}$ ) and is uncorrelated with that of any other species if the measurement model is correct. We have labelled this “specific fertility” ( $F_s$ ) because it represents a growth response to a soil that is unique to that species and cannot be generalized to other species. The data were fit to this measurement model using maximum likelihood structural equations modelling (Shipley 2016) using the `sem()` function of the `lavaan` package of R (Rosseel, 2012). This measurement model has 2 degrees of freedom. The fit of the observed and predicted patterns of covariation was measured by the maximum likelihood chi-square statistic. If the data fit the model, this  $X^2$  value will not show significant lack of fit. The maximum likelihood estimates of the latent generalized fertility are obtained via the `predict()` function. The prediction equation giving these values can be obtained by regressing these predicted values per soil on the measured RGR values per soil.

We propose this measurement submodel, without including the causes of  $F_G$ , for use by other researchers because it is possible that the causes of generalized fertility might differ in different geographical regions. We then added the hypothesized soil properties that cause  $F_G$  in the structural equations model (Fig. 2.1: part 2: Soil structural equation submodel) to test

alternative causal hypotheses linking these soil variables to generalized fertility, again using the `sem()` function in `lavaan`. This soil structural equation submodel might differ in new studies conducted in different geographical regions. Since we did not have a complete a priori causal hypothesis for this part of the model, we proceeded in a more exploratory manner, but with certain causal constraints; the resulting model is shown in figure 2.3.

First, soil texture and soil organic matter content could be direct causes of variation in soil water holding capacity and/or soil nutrient fluxes, but not the contrary. Second, since nutrients must be in solution in order to be absorbed by the plant or the ion-specific membranes, soil water holding capacity could be their cause, but not their effect. Third, these soil variables could be causes of generalized or specific fertility, but not the contrary. The full structural equation model consisted of 3 distinct parts: (i) the causes of the latent generalised fertility (*i.e.* the soil characteristics, Figure 2.1, part 2), (ii) the latent generalized fertility itself and (iii) the measurement submodel relating the effects of generalized fertility on the four phytometer species experiencing this generalised soil fertility across soils. The most plausible alternative models, all of which were statistically rejected, are shown in appendix B3.

Aboveground biomass production of the natural vegetation in each soil was measured in the soil cubes that were then kept outdoors for 18 months, including two growing seasons and a winter. We harvested the aboveground biomass on July 11 and September 26 of each year and weighted it after drying it to a constant temperature. We then determined the degree to which the generalized fertility measures of each soil, obtained in the growth experiments and the measurement model, could predict the production of aboveground biomass of the natural vegetation.



**Figure 2.3 : The full structural equation model.**

It links the measurement model (Fig. 2.1: part 1) of latent generalized soil fertility ( $F_G$ ) to its causes (Fig. 2.1: part 2). It relates the  $F_G$  to the true values of relative growth rate ( $\text{RGR}'_{ij}$ ) of each of the four phytometer species, the measured values of  $\text{RGR}_{ij}$ , the pure measurement errors of  $\text{RGR}_{ij}$  ( $e_{ij}$ ), the variation in the true values of  $\text{RGR}$  that are unique to each species and not related to a common generalized fertility ( $F_{sij}$ ) and the soil characteristics that directly or indirectly cause  $F_G$  ( $\text{NO}_3^-$ ,  $P$ ,  $K$ , soil water-holding capacity [ $\text{WHC}$ ], organic matter [ $\text{MO}$ ] content, and sand/clay ratio). Values along the paths were defined by fixing the path from  $F_G$  to the true  $\text{RGR}$  of wheat to 1; thus, a one-unit increase in  $F_G$  causes an increase of one  $\text{mg.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$  in  $\text{RGR}$  of wheat. Also shown ( $R^2$  values) is the proportion of the variance in the  $\text{RGR}'_{ij}$  values associated with  $F_G$ . Other values are the variances associated with measurement errors ( $e_{1j}$  to  $e_{4j}$ ), with specific fertility ( $F_{sij}$ ) and with  $F_G$ .

## 5. Results

The ranking of RGR values between species was *A. thaliana* > *T. aestivum* > *T. pratense* > *F. rubra*. However, these RGR values also varied greatly across soils for a given species (Appendix B4). The hypothesized measurement model fit our data extremely well (Figure 2.2b,  $X^2=0.105$ , 2 df,  $p=0.949$ ). The prediction equation for the latent generalized fertility of soil  $j$ , given the measured RGR value of each of the four species, is given in equation 1:

$$(1) F_{G,j} = -124.3 + 0.252RGR_{Fr,j} + 0.419RGR_{Tp,j} + 0.311RGR_{Ta,j} + 0.164RGR_{At,j}.$$

The percentages of variance in RGR of each species attributable to (i) a common generalized soil fertility, (ii) specific soil fertility unique to each species, and (iii) pure measurement error were 29.5%, 36.5%, 34.0% (*F. rubra*), 58%, 29%, 13% (*T. pretense*), 75%, 15%, 10% (*T. aestivum*) and 27.5%, 56%, 16.5% (*A. thaliana*).

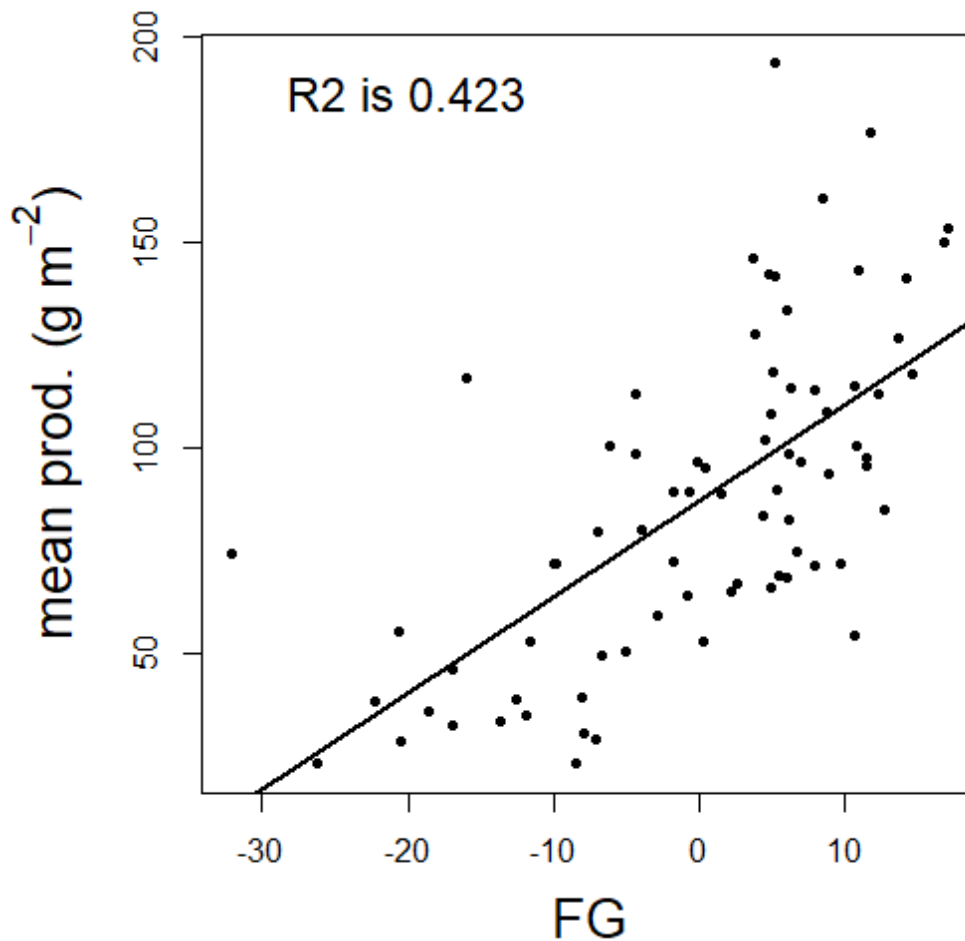
We then combined the measurement model with its causes to verify if the model and the data are compatible ( $X^2=30.867$ , 32 df,  $p=0.524$ ), to finally produce the full structural equation model (Figure 2.3), ( $X^2=36.683$ , 35 df,  $p=0.39$ ). Half of the total variation of  $F_G$  was explained by the three soil nutrient fluxes. Increasing soil water holding capacity only indirectly increased  $F_G$  by directly increasing the flux rate of  $NO_3^-$  but not the flux rates of P and K. In turn, soils with an increasing ratio of clay to sand and more organic matter increased the soil water-holding capacity. There was also a negative covariance between these last two soil physical properties but, since there is no obvious cause – effect relationship between the two, we modelled this as a free covariance. In addition, there is an additional positive direct effect of the soil nitrate flux rate on the RGR of wheat, beyond its indirect effect through  $F_G$ ; this additional direct effect is part of the specific soil fertility of Wheat that was included in the measurement model.

The mean aboveground productivity (Figure 2.4) of the natural vegetation of these soils in the common-garden experiment over two growing seasons was more strongly correlated with the generalized fertility of these soils predicted by our measurement model ( $R^2 = 0.42$ ) than with the RGR values of any of the phytometers ( $R^2 = 0.13, 0.32, 0.34, 0.15$ ) for *F. rubra*, *T. pretense*, *T. aestivum*, and *A. thaliana*, respectively. Furthermore,  $F_G$  produced a stronger

correlation than the soil flux rates of nitrate, phosphorus or potassium ( $R^2 = 0.35, -0.00, 0.09$ ), measured in situ in the common-garden experiment. There are four soils (circled on Figure 2.4) with very large positive residuals. The correlation increases to  $R^2 = 0.53$  if these points are removed. A principal component analysis showed that these outliers were the soils with both unusually high nitrate flux rates and unusually low flux rates of P and K.

## 6. Discussion

The concept of an environmental “gradient” is central to plant community ecology. In order to develop predictive models in this discipline, is it necessary that different researchers can quantitatively measure this environmental gradient with the same measurement units using a standardized methodology in different geographical locations. Despite the fact that plant community ecologists regularly refer to gradients of “soil fertility”, it is not self-evident that the concept of “soil fertility”, developed for single species, can be generalized to entire plant communities. In this paper we argue that a meaningful concept of soil fertility, applied to natural plant communities, requires that a soil that produces better growth for one species, when other non-soil causes of growth are held constant, also produces better growth for most other species. There was indeed a general concordance between our selected species in terms of their growth response to the different soils, which we have termed “generalized fertility”. The concept of soil “fertility”, applied at the level of plant communities is meaningful and can be quantitatively measured by via our prediction equation. However, there are also significant responses of each species to these soils that are not shared by the others (“specific soil fertility”), since the variation in RGR values in each species that was not associated with the latent variable was greater than that expected simply from sampling variation. It is for this reason that one cannot simply choose a single phytometer species as representative of the response of the entire plant community, and why  $F_G$  was a better predictor of aboveground net primary productivity of the natural vegetation than any single phytometer.



**Figure 2.4 : The relationship between the predicted generalized fertility ( $F_G$ ), measured across 76 soils under controlled conditions, and the mean aboveground net primary productivity ( $\text{g m}^{-2}$ ) of the natural vegetation of these soils over two growing seasons.**

This measurement model is defined uniquely by the responses of the four test species to the soils and not by the soil properties that cause these responses. This means that researchers can use our method in their different regions – even if the causes of soil fertility are different – and quantitatively compare their values of  $F_G$ . In other words, if the soil from two different regions produces the same typical RGR response (*i.e.*  $F_G$ ) then the two soils are equally “fertile”. If one soil produces an  $F_G$  value that is half of the value of another soil, then that

second soil is half as “fertile”. If different researchers measure different soil properties (or the same property using different methods) that can be quantitatively linked to variation in  $F_G$  then these different measures can still be quantitatively compared by calculating the  $F_G$  equivalents. This is important because, while virtually all studies in plant community ecology attempting to quantify soil “fertility” have used its presumed causes, these measured causes are enormously variable across studies. An incomplete list would include N fertilization gradients (Foster *et al.*, 2010), Olsen-P concentration gradients (Vanlauwe *et al.*, 2006), N and P concentration gradients (Gibson *et al.*, 1993; Fraser et Grime, 1999; Treseder et Vitousek, 2001; Fynn *et al.*, 2005), N and P supply rates (Ordoñez *et al.*, 2009), N, P and K supplies (Smith *et al.*, 2003), N mineralisation rates (Reich *et al.*, 1997), organic matter (OM) content (Bauer and Black, 1992), electrical conductivity (Kitchen *et al.*, 1998), as well as soil enzymatic activities and microbiological diversity (Dick *et al.*, 1996; Alkorta *et al.*, 2003). This is a problem because, although plant community ecologists consistently invoke gradients of soil “fertility” as structuring forces, there is no consensus about how to measure them in a way that is quantitatively comparable. However, obtaining a consensus is not simply a matter of choosing the “best” combination of soil properties and the “best” method of measuring them because different soils will have different causes limiting plant growth. If nitrate flux limits growth in one soil while phosphate flux limits growth to the same extent in another soil, then one must still be able to convert between them. In our model, the soil flux rates of the three common macronutrients N, P and K are direct causes of the  $F_G$  while the physical properties are only indirect causes acting through their effects on nitrate flux rates. However, we could replace these in the full model (Figure 2.3) with any of the other potential causes referenced above without changing the value of  $F_G$  as measured only using the phytometer species. In fact, doing so would allow a quantitative conversion between the different potential causes to the common  $F_G$ .

The physical properties of the soil (the water holding capacity, the texture and the organic matter content) are indirect, not direct, causes of  $F_G$  in our soils. All soil nutrients must be in solution in order for plants to absorb them. Why then did models (not shown) in which WHC was also a direct effect of P and K not have path coefficients that were significantly different from zero? Plant uptake of nutrients from the soil solution is determined both by mass flow

of water towards the root surface and by diffusion processes in the rhizosphere that are controlled in part by cation exchange between the solution and the soil matrix (Rengel, 1993). The solution concentrations of P and K, being positively charged ions in a soil matrix that is negatively charged, are primarily determined by diffusion processes that occur very close to the root surface and so mass flow of water is of minor importance. Plant uptake of  $\text{NO}_3^-$ , being negatively charged, is much more influenced by mass flow of water towards the root which is why nitrate availability is very dependent on the soil water status (Boyer and Kramer, 1995). The same dynamic applies to the ion-exchange resin used by us to measure nutrient fluxes in the soil. It is likely for this reason that  $\text{NO}_3^-$ , but not P or K, were causally linked to soil water-holding capacity in our model. Those soils that could hold less water, and that dried out quicker between water additions, had lower fluxes of  $\text{NO}_3^-$ . In turn, the water holding capacity was directly caused both by the soil organic matter content and soil texture, in particular the sand/clay ratio. It is well documented in the literature that water holding capacity is correlated to soil organic matter content (Hudson, 1994) and to the particle size distribution of the soil (Gupta and Larson, 1979; Saxton *et al.*, 1985, Pastor and Post, 1986) or even to high fertility/productivity gradients (Bauer and Black, 1992). Collectively, the combination of soil N, P and K contents, water holding capacity, soil texture and the organic matter content have all been identified as major drivers of plant productivity (Chapin III, 1980; Boyer, 1982; Bauer and Black, 1992).

If we have really measured a “generalizable” soil fertility then the same quantitative relationship between  $F_G$  and aboveground net primary productivity should hold in other regions, after controlling for differences in non-soil causes of net primary productivity (temperature, precipitation, integrated irradiance levels, growing season length). This should also hold if  $F_G$  is linked to other vegetation properties like community-weighted functional traits. Indeed, it is implied by some authors (Grime, 1977; Craine *et al.*, 2001) and more explicitly stated for others (Ordoñez *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2012) that variations in important functional traits like relative growth rate, specific leaf area, leaf dry matter content and vegetative height should exhibit a systematic and generalizable relationship with soil fertility. This will be a critical test of our model. Similarly, if we have really measured a “generalizable” soil fertility, then the addition of more test species should not substantially



change the measurement of  $F_G$  since it is a theoretical property of measurement models that the accuracy of measurement of the latent variable increases with the number of indicator variables. In practice, it is likely that the inclusion of species with very different ecological requirements unrelated to soils, such as water inputs (desert plants vs wetland plants), or temperature requirements, would make it necessary to limit the species pool to those species that grow in the same general habitat type. The inclusion of more phytometer species will also be a critical test of our model. Finally, our method, as described here, might be simplified. For instance, it requires at least two harvests to calculate RGR, but it might be possible to obtain similar results using biomass values from single harvests; this would cut in half the number of manipulations required. Our current method also requires that the soil, between the time that it is taken in the field and the time when the plants begin to grow, be stored under conditions which will slow down any changes in the biotic component of the soil. It might be possible to relax this requirement.

## **7. Acknowledgements**

This research was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada. We thank Didier Labarre for help in the experimental setup.

## **8. References**

- Alkorta, I., A. Aizpurua, P. Riga, I. Albizu, I. Amézaga and C. Garbisu. 2003. Soil Enzyme Activities as Biological Indicators of Soil Health. *Reviews on environmental health* 15:65–73.
- Austin, M. P. 1980. Searching for a model for use in vegetation analysis. *Vegetatio* 42:11–21.
- Austin, M. P., and M. J. Graywood. 1994. Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. *Journal of Vegetation Science* 5:473–482.

Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67:1–48.

Baastrop-Spohr, L., K. Sand-Jensen, S. V. Nicolajsen, and H. H. Bruun. 2015. From soaking wet to bone dry: Predicting plant community composition along a steep hydrological gradient. *Journal of Vegetation Science* 26:619–630.

Bauer, A. and A. L. Black. 1992. Quantification of the Effect of Soil Organic Matter Content on Soil Productivity. *Soil Science Society of America Journal* 58:185–193.

Ben-Dor, E., and A. Banin. 1989. Determination of organic matter content in arid-zone soils using a simple “loss-on-ignition” method. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 20:15–16.

Bollen, K. A. 1989. *Structural equations with latent variables*. John Wiley & sons, NY. 528p.

Boyer, J. S. 1982. Plant Productivity and Environment. *Science* 218:443–448.

Boyer, J. S., and P. J. Kramer. 1995. *Water Relations of Plants and soils*. Academic Press. Elsevier Science (USA). 495p.

Chapin III, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233–260.

Craine, J. M., J. Froehle, D. G. Tilman, D. A. Wedin, and F. S. Chapin III. 2001. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *OIKOS* 93:274–285.

Cramer, M. D. and O. A. M. Lewis. 1993. The Influence of Nitrate and Ammonium Nutrition on the Growth of Wheat (*Triticum aestivum*) and Maize (*Zea mays*) Plants. *Annals of Botany* 72:359–365.

Clarke Topp, G., G. W. Parkin, and Ty P. A. Ferré. 2007. Soil Water Content. In Carter, M. R., Gregorich, E. G., *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Second Eds. Canadian Society of Soil Science. pp. 939–961.

Dick, R. P., D. P. Breakwell, and R. F. Turco. 1996. Soil Enzyme Activities and Biodiversity Measurements as Integrative microbiological Indicators. In Doran, J. W., Jones, A. J., *Handbook of Methods for Assessment of Soil Quality*, Soil Science Society America, Madison (1996), pp 247–272.

Dray, S., and A. B. Dufour. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22:1–20.

Foster, B. L., E. J. Questad, C. D. Collins, C. A. Murphy, T. L. Dickson, and V. H. Smith. 2010. Seed availability constrains plant species sorting along a soil fertility gradient. *Journal of Ecology* 99:473–481.

Fraser, L. H., and J. P. Grime. 1999. Interacting effects of herbivory and fertility on a synthesized plant community. *Journal of Ecology* 87:514–525.

Fynn, R. W. S., C. D. Morris, and K. P. Kirkman. 2005. Plant strategies and trait trade-offs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. *Journal of Ecology* 93:384–394.

Julve, Ph. 2016. ff. - Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version: 09 février 2017. <http://www.tela-botanica.org>

Gelman, A., Y.-S. Su, M. Yajima, J. Hill, M. G. Pittau, J. Kerman, T. Zheng, and V. Dorie. 2007. Functions to accompany A. Gelman and J. Hill, *Data Analysis Using Regression and Multilevel/hierarchical Models*, Cambridge University Press, 2007.

Gibson, D. J., T. R. Seastedt, and J. M. briggs. 1993. Management Practices in Tallgrass Prairie: Large- and Small-Scale Experimental Effects on Species Composition. *Journal of Applied Ecology* 30:247–255.

Grace, J. B. 2006. *Structural equation modeling and natural systems*. Cambridge University Press, Cambridge. 378p.

Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111:1169–1194.

Gupta, S. C., and W. E. Larson. 1979. Estimating soil water retention characteristics from particle size distribution, organic matter percent, and bulk density. *Water Ressources Research* 15:1633–1635.

Hendershot, W. H., and H. Lalonde. 2007. Soil Reaction and Exchangeable Acidity. In Carter, M. R., Gregorich, E. G., *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Second Eds. Canadian Society of Soil Science. pp. 173-178.

Hudson, B. D. 1994. Soil organic matter and available water capacity. *Journal of Soil and Water Conservation* 49:189–194.

Hutson, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113:81–101.

Keddy, P., L. Twolan-Strutt, and B. Shipley. 1997. Experimental evidence that interspecific competitive asymmetry increases with soil productivity. *Oikos* 80:253–256.

Kitchen, N. R., K. A. Sudduth, and S. T. Drummond. 1998. Soil Electrical Conductivity as a Crop Productivity Measure for Claypan Soils. *Journal of Production Agriculture* 12:607–617.

Kroetsch, D., and C. Wang. 2007. Particle Size Distribution. In Carter, M. R., Gregorich, E. G., *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Second Eds. Canadian Society of Soil Science. pp. 713–725.

Laughlin, D. C., and D. E. Laughlin. 2013. Advances in modeling trait-based plant community assembly. *Trends in Plant Science* 18:584–593.

Liu, X., N. G. Swenson, J. S. Wright, L. Zhang, K. Song, Y. Du, J. Zhang, X. Mi, H. Ren, and K. Ma. 2012. Covariation in Plant Functional Traits and Soil Fertility within Two Species-Rich Forests. *PLoS ONE* 7(4).

McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:178–185.

Näsholm, T., K. Huss-Danell, and P. Högberg. 2000. Uptake of organic nitrogen in the field by four agriculturally important plant species. *Ecology* 81:1155–1161.

Ordoñez, J. C., P. M. Van Bodegom, J.-P. Witte, I. J. Wright, P. B. Reich, and R. Aerts. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18:137–149.

Pastor, J., and W. M. Post. 1986. Influence of climate, soil moisture, and succession on forest carbon and nitrogen cycles. *Biogeochemistry* 2:3–27.

R Development Core Team R: a Language and Environment for Statistical Computing 3-900051-07-0, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (2013)  
<http://www.R-project.org/>

Reich, P. B., D. F. Grigal, J. D. Aber, and S. T. Gower. 1997. Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology* 78:335–347.

Rengel, Z. 1993. Mechanistic simulation models of nutrient uptake: A review. *Plant and Soil* 152:161–173.

Rosseel, Y. 2012. lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling. *Journal of Statistical Software* 48:1–36. URL <http://www.jstatsoft.org/v48/i02/>.

- Sarasketa, A., M. B. Gonzalez-Moro, C. Gonzalez-Murua, and D. Marino. 2014. Exploring ammonium tolerance in a large panel of *Arabidopsis thaliana* natural accessions. *Journal of Experimental Botany* 65:6023–6033.
- Saxton, K. E., W. J. Rawls, J. S. Romberger, and R. I. Papendick. 1985. Estimating Generalized Soil-water Characteristics from Texture. *Soil Science Society of America Journal* 50:1031–1036.
- Shipley, B. 1989. The use of above-ground maximum relative growth rate as an accurate predictor of whole-plant maximum relative growth rate. *Functional Ecology* 3:771–775.
- Shipley, B., D. Vile, and E. Garnier. 2006. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314:812–814.
- Shipley, B. 2010. From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities. Cambridge Univ. Press, Cambridge UK.
- Shipley, B., D. C. Laughlin, G. Sonnier, and R. Otfinowski. 2011. A strong test of a maximum entropy model of trait-based community assembly. *Ecology* 92:507–517.
- Shipley, B., C. E. Paine, and C. Baraloto. 2012. Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly. *Ecology* 93:760–769.
- Shipley, B. 2016. Cause and correlation in biology: A user's guide to path analysis, structural equations, and causal inference. Cambridge University Press.
- Shipley, B., F. De Bello, J. H. C. Cornelissen, E. Laliberté, D. C. Laughlin, and P. B. Reich. 2016. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180:923–931.
- Smith, R. S., R. S. Shiel, R. D. Bardgett, D. Millward, P. Corkhill, G. Rolph, P. J. Hobbs, and S. Peacock. 2003. Soil microbial community, fertility, vegetation and diversity as targets in the restoration management of a meadow grassland. *Journal of Applied Ecology* 40:51–64.
- Streeter, T. C., R. Bol, and R. D. Bardgett. 2000. Amino acids as a nitrogen source in temperate upland grasslands: the use of dual labelled ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ) glycine to test for direct uptake by dominant grasses. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 14:1351–1355.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press.

Treseder, K. K., and P. M. Vitousek. 2001. Potential ecosystem-level effects of genetic variation among populations of *Metrosideros polymorpha* from a soil fertility gradient in Hawaii. *Oecologia* 126:266–275.

Vanlauwe, B., P. Titttonell, and J. Mukalama. 2006. Within-farm soil fertility gradients affect response of maize to fertiliser application in western Kenya. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 76:171–182.

Warton, D. I., B. Shipley, and T. Hastie. 2015. CATS regression – a model-based approach to study trait-based community assembly. *Methods in Ecology and Evolution* 6:389–398.

## **CHAPITRE 3**

### **SIMPLIFYING THE PROTOCOL FOR THE QUANTIFICATION OF GENERALIZED SOIL FERTILITY GRADIENTS IN PLANT COMMUNITY ECOLOGY**

#### **1. Description de l'article et contribution**

Pouvoir prédire la manière dont s'assemblent les communautés en fonction des facteurs environnementaux représente un défi important. Certains modèles, comme CATS ou TRAITSPACE ont permis de prédire avec succès l'abondance relative d'espèces de plantes en fonction des valeurs de leurs traits fonctionnels. Pour développer de tels modèles, il est d'abord nécessaire d'identifier et de quantifier les relations qui relient les traits fonctionnels agrégés aux variables environnementales. On s'attend notamment à ce qu'il existe une relation systématique entre les traits fonctionnels agrégés et un gradient de fertilité du sol auquel toutes les espèces d'une communauté répondent. Les outils qui existent et sont utilisés actuellement pour quantifier la fertilité du sol ont été développés dans un contexte agronomique, souvent monospécifique. Ils visent à dresser un diagnostic et déterminer quel est l'élément limitant, mais ils ne permettent pas de comparer des endroits où le climat, le sol, les espèces ou les concentrations en nutriments sont différents.

Dans le but de pouvoir étudier la relation entre les traits fonctionnels agrégés et la fertilité du sol, il est d'abord nécessaire de développer une méthode qui permette de mesurer la fertilité d'une manière comparable d'un endroit à l'autre, en utilisant une variable commune. Pour ce faire, Daou et Shipley (2019) ont utilisé un modèle de mesure de variable latente, indépendant des caractéristiques du sol, appliqué aux vitesses spécifiques de croissance (RGR) de 4 espèces de plantes qui ont poussé dans 76 sols du Québec.

Le premier objectif de ce doctorat est de développer une méthode utilisable par les chercheurs du monde entier. Mais, le protocole de la méthode vue au chapitre précédent est relativement

lourd à mettre en place, c'est pourquoi il serait intéressant de pouvoir le simplifier. L'objectif de cet article a été de tester trois simplifications de cette méthode, à savoir (i) utiliser une seule mesure de biomasse au lieu de la RGR, (ii) utiliser des sols tamisés au lieu de sols intacts, (iii) une combinaison des deux, une seule mesure de biomasse dans des sols tamisés. Les quatre modèles ont été appliqués à 26 sols et les valeurs prédites de fertilité ont été comparées en utilisant des coefficients de corrélation de Pearson. Les résultats montrent que les mesures de fertilité généralisée ( $F_G$ ) obtenues avec la RGR ou avec une seule mesure de biomasse sont exprimées dans des unités différentes ( $\text{mg g}^{-1} \text{ j}^{-1}$  et  $\text{mg}$ ), mais sont presque totalement corrélées ( $R^2 \approx 0.99$ ). De même lorsque l'on compare les  $F_G$  obtenues à partir des sols intacts à celles obtenues à partir des sols tamisés, ces valeurs sont relativement bien corrélées ( $R^2 \approx 0.68$ ). Finalement, nous avons voulu tester si les équations de prédiction générées par les modèles sont interchangeables entre les méthodes. C'est-à-dire que nous avons utilisé les données obtenues dans les sols intacts et l'équation des sols tamisés pour calculer une nouvelle valeur de fertilité que nous avons comparée à la valeur calculée normalement avec les données des sols intacts et l'équation des sols intacts. Et inversement en utilisant les données des sols tamisés et l'équation des sols intacts. Les résultats montrent que ces valeurs sont exprimées dans des unités différentes, mais sont toutes très bien corrélées entre elles ( $R^2 \approx 0.97$ ). Cela nous fait dire qu'il serait possible de mesurer la croissance des plantes dans des sols intacts et, même si on n'a pas suffisamment de sols (i.e. puissance statistique) pour faire fonctionner le modèle et générer l'équation de prédiction des sols intacts, si on dispose de l'équation des sols tamisés, alors on va être capable de prédire des valeurs de  $F_G$ , exprimées dans des unités différentes, mais qui resteraient très fortement corrélées aux valeurs de  $F_G$  que l'on aurait obtenues en développant tout le modèle de mesure. Cet article nous a permis de simplifier la méthode développée dans Daou et Shipley (2019) en développant trois autres protocoles pour prédire et quantifier la fertilité généralisée de façon indépendante des caractéristiques du sol. Ces protocoles semblent donner des résultats de même qualité et sont plus simples à mettre en place.

Pour cet article, j'ai élaboré le dispositif expérimental avec l'aide de Bill Shipley. J'ai collecté les données avec Didier Labarre et Xavier Lamontagne. J'ai rédigé le manuscrit de l'article



avec Bill Shipley. Pendant l'élaboration et l'application de la méthode j'ai également reçu des conseils et de l'aide de la part de Robert Bradley. L'article a été soumis à *Methods in Ecology and Evolution* et il est revenu parce que pas suffisamment original. Nous allons probablement le soumettre à *Plant and Soil*.

## 2. Simplifying the protocol for the quantification of generalized soil fertility gradients in plant community ecology

Laurent Daou, Bill Shipley\*

Laboratoire d'Écologie Fonctionnelle

Département de biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke (QC) Canada J1K 2R1

- Author for correspondence. (819) 821-8000, poste 62079 - Fax: (819) 821-8049  
[Bill.Shipley@USherbrooke.ca](mailto:Bill.Shipley@USherbrooke.ca)

### Abstract

1: A new method, based on structural equations and the latent variable measurement model, was developed to predict and quantify generalised soil fertility ( $F_G$ ); *i.e.* the productive capacity of a soil at an interspecific scale when non-soil variables are held constant. This method uses the relative growth rates (RGR) of *Festuca rubra*, *Trifolium pratense*, *Triticum aestivum* and *Arabidopsis thaliana* grown in intact soil cores and under standardized environmental conditions, in order to predict  $F_G$  values.

2: We investigated three simplifications of this method; namely, (i) the use of sieved soil instead of intact cores, (ii) the use of a single measure of biomass production instead of RGR and (iii), a combination of these two modifications. After computing the predicted  $F_G$  values on 26 soils for each of these four methods, we compared them using Pearson correlation coefficients. We also evaluated the performances of these different  $F_G$  values, as well as direct measures of soil fluxes of  $\text{NO}_3^-$ , P and K in predicting aerial net primary production (NPP) of the vegetation in these sites in a common non-soil environment.

3: The four methods had comparable and very consistent  $F_G$  values, although they were not numerically equivalent, they were equivalent in predicting natural NPP of plant communities, and these predictions were better than the direct measures.

4: Therefore, results of any of these four methods could be used to assess the generalized fertility that applies at the scale of the communities.

**Key-words:** Aerial biomass production; latent variable measurement model; plant communities; relative growth rate; soil fertility gradient; structural equations

### 3. Introduction

#### Introducing the method and model

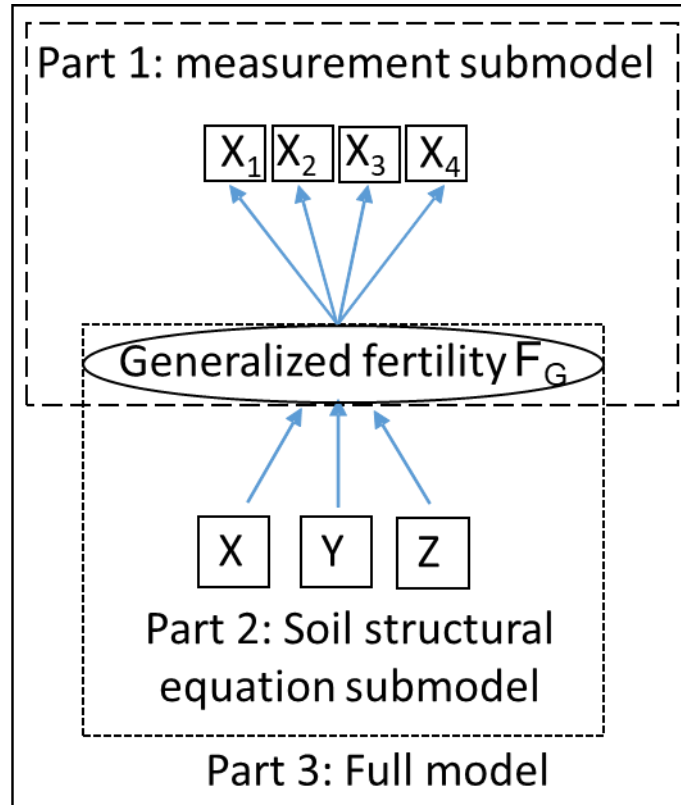
Predicting how communities assemble, and how this process of assembly changes as a function of different environmental factors, remains a major challenge (Grime, 2006; Mayfield and Levine, 2010; Kraft *et al.*, 2015). Both the CATS model (Shipley 2010; Warton *et al.*, 2014) and the TRAITSPACE model (Laughlin and Laughlin, 2013) have been shown to produce quite accurate predictions of the relative abundance of species in a local community given information on their traits and community-weighted trait means. However, in order for such models to produce accurate predictions of community assembly given only environmental conditions, it is necessary to have generalizable predictive quantitative relationships between community-weighted mean trait values and measurable and generalizable environmental gradients. That such predictive relationships between community-weighted trait values and environmental gradients exist is a foundational claim of trait-based ecology (Shipley *et al.*, 2016) but few such quantitative and generalizable relationships have yet been demonstrated.

One important reason for this current lack of quantitative and generalizable trait-environmental relationships is that plant ecology currently lacks accepted methods and protocols for measuring many such environmental gradients. One important environmental gradient that we cannot properly quantify in such a generalizable way is the productive capacity of a soil; *i.e.* soil “fertility”. For instance, a foundational claim of plant functional ecology (Grime, 1977; Ordoñez *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2012; Shipley *et al.*, 2016) is that sites having the same level of soil fertility will have plant communities with the same average values of certain functional traits once other environmental forcing variables are held

constant. In order to test this claim, it is necessary to quantify “soil fertility” in a way that produces common measurement units when measured in soils having different physical properties that limit plant growth and having different species’ composition. Indeed, the methods that already exist to quantify soil fertility were primarily developed for agricultural soils and were developed for specific species, in particular soils and climates. Such methods to measure the soil fertility, typically concentrate on the causes of soil fertility (concentrations and/or fluxes of soil chemical nutrients) rather than the effects of soil fertility (the rate of production of plant biomass). However, since different soils are limited by different combinations of nutrients, and there is no general conversion linking the productive capacity of a soil to different limiting nutrients, it is impossible to quantitatively compare different soils in terms of their “fertility”. Furthermore, since the links between soil nutrients and plant productivity are species dependent, it is not clear how they can be applied at the scale of entire plant communities. Therefore, it is necessary to develop a method of measuring soil fertility that can be quantitatively generalized across soils and applicable at the scale of entire plant communities.

Daou & Shipley (2019) produced a latent variable structural equations model that allows for such a quantification of soil fertility. This method consists of growing four different phytometer species (*Festuca rubra* (L.), *Trifolium pratense* (L.), *Triticum aestivum* (L.) and *Arabidopsis thaliana* (L.)) in intact soil cubes. The relative growth rates (RGRs) of each species growing in intact soil cubes from each site under standardized environmental conditions were used to predict generalized fertility values for these soils; *i.e.* an averaged response across species. These species were chosen because their seeds are widely available while maximizing their ecological differences to soil conditions; they include mycorrhizal and nonmycorrhizal (*A. thaliana*) species, species that do (*T. pratense*) or don’t fix atmospheric nitrogen, and species typical of very fertile (*T. aestivum*) or unfertile (*F. rubra*) soils. The model involves two different parts (Fig. 3.1). The first part is the measurement submodel (Fig. 3.1: part 1). This submodel forces the measured relative growth rates (RGR) of the four species in the different soils to be entirely caused by a single latent variable (“generalized fertility”,  $F_G$ ), which can be estimated by the model and whose hypothesized causal structure can be tested via structural equations modelling. Since the value of  $F_G$  is

entirely determined by the growth responses of the four phytometers to the soil irrespective of the chemical or physical properties of the soil, it can be quantitatively compared in soils whose causes of fertility differ. The second part concerns the relationship between the soil characteristics and the predicted values of  $F_G$  (Fig. 3.1: part 2). The objective of this second part is to identify which are, among the soil characteristics, the causes of  $F_G$ .



**Figure 3.1 : The three successive parts of the full model.**

*Part one concerns the latent variable measurement submodel. It consists in using the growth responses ( $RGR_{ijs}$ ) of four different species in order to predict values for the latent variable  $F_G$ . Part two concerns the soil structural equation submodel. It consists in specifying the causal structure linking the soil variables that cause  $F_G$ . Finally, part 3 concerns the full structural equation model. It consists in identifying all the paths linking the soil variables to the growth responses of the four species.*

This second part of the model can differ in different locations and types of soils. Using widely different soils from across southern Quebec, Canada, Daou & Shipley (2019) showed that this model agreed well with the data and also had a higher predictive ability of actual net primary aboveground biomass production than any of several soil properties used alone. This method seems promising but requires substantial space and experimental effort. Since it is meant to be used by researchers worldwide, it would be rewarding to lighten the protocol if possible.

The objective of this paper is to evaluate three ways of simplifying the method of Daou & Shipley (2019). The first modification is by using a single biomass production measure (BM) instead of RGR, which requires two harvests. If successful, it would halve the physical space required for the same number of soils and replicates. The second modification is by using sieved soil instead of transplanted soil cubes. Sieved soil is easier to obtain, store, transport, and to exchange between researchers although the act of sieving will clearly change some of the physical and biological properties of soils. Finally, the last modification is a combination of the two previous, namely, using sieved soils and a single measure of biomass.

## **4. Materials and methods**

### *4.1. Experimental design*

Daou & Shipley (2019) collected soils from 76 different grassland sites from southern Quebec, Canada. Estimates of “generalized fertility” were obtained in that study for all 76 sites, based on RGR values of 4 phytometer species growing in intact soil cores (8 x 8 x 9 cm) that were collected in the field, stored at 4 °C and then placed under controlled growth conditions of temperature, irradiance and water inputs. More details about site coordinates and descriptions are available in Daou & Shipley (2019). In this study we selected 26 of these sites in order to have the 9 most fertile sites (according to predicted  $F_G$  values), the 9 least fertile sites, and 8 other sites randomly chosen between these two groups. We use here the unpublished biomass values at the 2nd harvest of each phytometer species for these 26 sites

based on growth in these intact soil cores and RGR values calculated from these data on the 26 sites. At the same time as we had collected the intact soil cores, which provided the published data reported in Daou & Shipley (2019), we also collected approximately 20 kg of fresh soil from the first 15 cm depth within 30 cm around the location of soil cores. These 20 kg soil samples were air-dried at room temperature before sieving at 2 mm and then storing at 4 °C. We refer to this soil as “sieved” to distinguish it from the “intact soil cores”. For the sieved soils, all living aboveground and belowground plant tissues, including roots, were mechanically removed through sieving. This differs from the intact soil cores, in which a contact herbicide (RoundUp®) was applied to kill all vegetation, after which only the aboveground tissues were removed. For each of the four phytometer species (*Festuca rubra*, *Trifolium pratense*, *Triticum aestivum* and *Arabidopsis thaliana*), and using the mixed sieved soil from each site, 4 replicate plastic pots of 8 x 8 x 9 cm were filled with 2 mm sieved soil. Each pot was used to grow 4 individuals (4 x 4 individuals per site per species). The pots with their seedlings were grown in the same controlled environmental conditions as described in Daou & Shipley (2019): Two 1000 W high pressure sodium horticultural lamps using a 12/12h day/night schedule for *A. thaliana* (daily quantum yield of 3.7 mol m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup>) and 16/8h schedule for the 3 others (daily quantum yield of 4.9 mol m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup>). Temperature was 26.5 °C (±2 °C) and relative humidity of the air was 31 % (±8 %). Each pot was watered (25 mL) two days in a row and then one day without watering; this amount of water was sufficient to wet the soil without water draining out. Prior to seeding, the pots were watered for 2 weeks and left to stabilize. The method for measuring relative growth rates (RGR), and their values, is reported in Daou & Shipley (2019). Briefly, the experiment consisted in growing the plants and harvesting them at two different times, after germination: (33, 55) days for *F. rubra*, (14, 30) days for *T. pratense*, (6, 20), days for *T. aestivum*, and (19, 30) days for *A. thaliana*. For biomass measures, we used the dry masses of aboveground tissues measured on the 2nd harvest date (55, 30, 20 and 30 days respectively). The final growth data are based on a total of 167, 200, 205 and 205 individuals (*F. rubra*, *T. aestivum*, *T. pratense*, and *A. thaliana*) in the intact cores and 204, 206, 199 and 176 individuals in the sieved soils. At the same time as initial site sampling in 2016, a 42 x 32 x 23 cm<sup>3</sup> cube of soil and its native vegetation was also collected in each of the 26 sites and these cubes were kept outdoors at the University of

Sherbrooke campus in freely draining containers for 18 months, including two growing seasons and one winter; see Daou & Shipley (2019). We measured (i) the maximum (September) aboveground biomass (dry weight) of each container for each year and (ii) the nutrient flux rates of NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, K and P during the first season using Plant Root Simulator (PRS ®) probes (WesternAg Company) which consist of twinned thin ion exchange resin membranes (cations, anions) that were placed in these soils for 14 days before returning to WesternAg for analysis.

## 4.2. Statistical analysis

Statistical analyses were performed using the R software version 2.13.2 (R Development Core Team, 2013), including the arm (Gelman *et al.*, 2007), lavaan (Rosseel, 2012), ade4 (Dray and Dufour, 2007) and lme4 (Bates *et al.*, 2015) packages. In order to determine if the soil treatment (sieving vs. intact soil cores) affected the RGR or ln(biomass), and whether such an effect might differ between the 4 phytometer species, we used a 2-way ANOVA with interactions (species, soil treatment), followed by a post hoc Tukey test of pairwise comparisons and after verifying the data normality (Shapiro-Wilks test) and homogeneity of variance (Bartlett test) as well as by visually by plotting the residuals.

### *Estimation of RGR and biomass*

Mixed-model regressions were fit separately for each species via the lmer function of the lme4 library of R (Bates *et al.*, 2015) to ensure that the estimation of RGR and BM of each species was independent of the others. Natural logarithm-transformed biomass values were estimated using linear mixed-effects models applied separately for each species, with site being the random grouping factor. Estimates of RGR are as described in (Daou & Shipley 2019); we fit a mixed-model linear regression of ln(biomass, mg) as a function of age (fixed effect, days) with the soil origin (site) was treated as a random effect. The intercept was fixed because it measures the plant mass at germination ( $t = 0$ ) and this does not vary between



soils. The slope values for each species and soil are the RGR values ( $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ), estimated as Best Linear Unbiased Predictors (BLUPs), obtained via the `predict()` function. To obtain estimates of dry mass at the second harvest we fit, separately for each species, a mixed model regression of  $\ln(\text{biomass, mg})$  at the second harvest without any predictor (*i.e.* only the intercept as a random parameter) and soil origin again treated as a random effect (see Appendix C.3 for detailed R code) for BMs. The  $\ln(\text{dry masses})$  at the second harvest were random effects whose values per soil were estimated as BLUPs, obtained via the `predict()` function. Pure variances of measurement error of the RGR and  $\ln(\text{BM})$  values were estimated as the sum of squares of the standard errors associated with the fixed and random components of the slopes.

### *Measurement model*

Generalized fertility ( $F_G$ ) of each soil was estimated as a single latent variable in a structural equations measurement model, as described in Daou & Shipley (2019). Units of  $F_G$  were defined by fixing path between  $F_G$  and RGR or  $\ln(\text{BM})$  of wheat to 1; thus, a one-unit increase in  $F_G$  causes an increase of one  $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$  in RGR of wheat for RGR and a 1 unit increase in  $F_G$  causes an increase of 1  $\ln$  unit of  $\text{mg}$  in BM of wheat. In this paper we express  $F_G$  relative to the predicted values for wheat rather than as a centered variable. The path coefficients between the measured values of RGR or BM for each species  $i$  growing in soil  $j$  and their true values in the statistical population ( $RGR_{ij}$  or  $BM_{ij}$ ) are fixed to one, with variances of the pure statistical measurement errors ( $e_{ij}$ ) fixed to those values estimated in the mixed-model regression described above:  $RGR_{ij} = 1RGR'_{ij} + e_{ij}$ . The  $RGR_{ij}$  values are then linked to

$F_G$  as:  $RGR'_{ij} = \alpha_i F_{G,j} + \varepsilon_i$ . The same applies for BM by simply replacing  $RGR_{ij}$  and  $RGR'_{ij}$

by  $BM_{ij}$  and  $BM'_{ij}$  in the above formulas. The variance of  $\varepsilon_i$  is the variation in the RGR (or  $\ln(\text{BM})$ ) of species  $i$  in soil  $j$  that is not related to generalized fertility ( $F_G$ ) nor to statistical measurement error. The data were fit to this measurement model using maximum likelihood

structural equations modelling (Shipley, 2016) using the sem() function of the lavaan package of R (Rosseel, 2012).

**Table 3.1 : Results of the two ANOVA comparing the relative growth rate (RGR) or biomass production (ln (BM)) of four species (*Festuca rubra*, *Trifolium pratense*, *Triticum aestivum* and *Arabidopsis thaliana*) grown in 26 different soils between intact soil cores and sieved soils.**

| ANOVA RGR intact cores vs RGR sieved       | F value | P-value                   |
|--|---------|---------------------------|
| Species (3 Df)                             | 118.56  | < 2 * 10 <sup>-16</sup>   |
| Soiltype (1 Df)                            | 92.96   | < 2 * 10 <sup>-16</sup>   |
| Species:soiltype (3 Df)                    | 0.73    | 0.535                     |
|  |         |                           |
| ANOVA ln(BM) intact cores vs ln(BM) sieved | F value | P-value                   |
| Species (3 Df)                             | 79.93   | < 2.2 * 10 <sup>-16</sup> |
| Soiltype (1 Df)                            | 4178.93 | < 2.2 * 10 <sup>-16</sup> |
| Species:soiltype (3 Df)                    | 92.06   | < 2.2 * 10 <sup>-16</sup> |

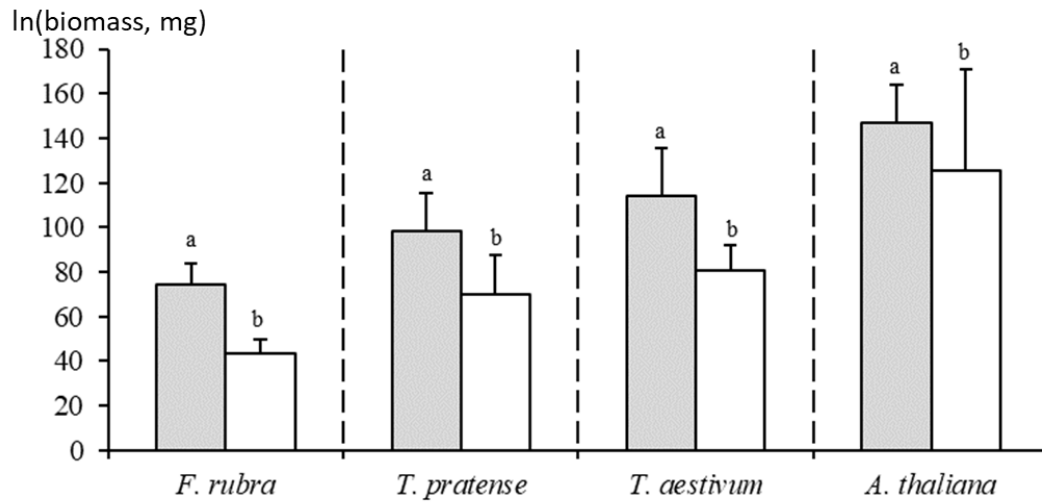
These measurement models have 2 degrees of freedom. The fit of the observed and predicted patterns of covariation were measured by the maximum likelihood chi-square statistic. The value of  $X^2$  will not show significant lack of fit if the causal process generating the data agree with the causal structure of the model; *i.e.* if all of the systematic covariation between the measured values of RGR (or ln(BM)) is explained by a single latent cause, which we call “generalized fertility”. The maximum likelihood estimates of the latent generalized fertility are obtained via the predict() function. The prediction equation giving these values can be obtained by regressing these predicted values per soil on the measured RGR values per soil. The measurement submodel is used here without its causes since it is meant to be used by other researchers and because causes of soil generalized fertility can be different in different geographical regions.

### *Comparisons of $F_G$ between methods*

As a result, we had four separate estimates of  $F_G$  from each of four separate measurement models: two from measurements obtained with intact soil cubes using RGR (“FG RGR – intact cores”), or  $\ln(\text{BM})$  (“FG BM – intact cores”), and two with sieved soil using RGR (“FG RGR –sieved soil”) or  $\ln(\text{BM})$  (“FG BM – sieved soil”). To compare these four different estimates of  $F_G$ , we calculated Pearson correlation coefficients and simple linear regressions. In order to determine if prediction equations developed on one soil type (intact cores or sieved soil) could be used to accurately predict  $F_G$  obtained on the other soil type, we proceeded as follows: (1) We used the RGR or BM values from one method of treating the soil (“data – intact cores” or “data – sieved soil”) and input these into the equation corresponding to the other method of treating the soil (“Equation – intact cores” or “Equation – sieved soil”). (2) We then used the RGR or BM values from one method of treating the soil and input these into the equation corresponding to the same method of treating the soil. The results were compared using Pearson correlation coefficients and simple linear regressions. This gave four combinations of data and equations.

## **5. Results**

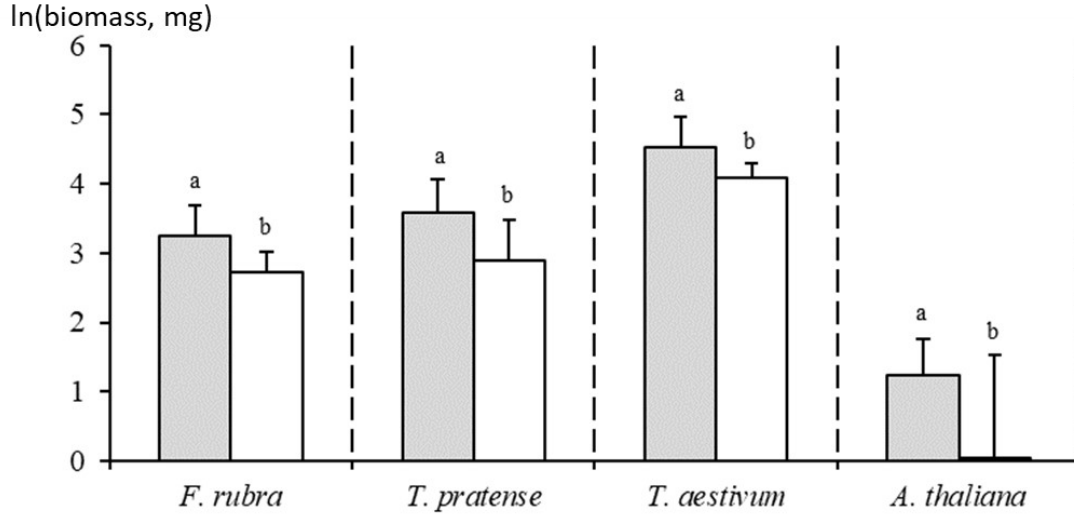
The act of sieving the soil reduced both RGR and  $\ln(\text{BM})$  and the amount of reduction differed between the four phytometer species; the ANOVA results are shown in table 3.1 while the data summarized in figure 3.2 and figure 3.3 summarizes the data along with the results of a post-hoc Tukey test.



**Figure 3.2 : The Measured variation in relative growth rates of RGR ( $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) of *Festuca rubra*, *Trifolium pratense*, *Triticum aestivum* and *Arabidopsis thaliana* grown under constant conditions in 26 different intact soil cores (gray) and 2 mm sieved soils (white).**

*For each species, bars with different letters differ significantly ( $p = 0.05$ ) from each other (Anova followed by a pairwise comparison of Tukey).*

The data fit each of the four measurement models of  $F_G$  well with no evidence of lack-of-fit; each model has 2 degrees of freedom (e.g. fig. 3.4).



**Figure 3.3 : The Measured variation in ln(biomass, mg) of *Festuca rubra*, *Trifolium pratense*, *Triticum aestivum* and *Arabidopsis thaliana* grown under constant conditions in 26 different intact soil cores (gray) and 2 mm sieved soils (white). For each species, bars with different letters differ significantly ( $p=0.05$ ) from each other (Anova followed by a pairwise comparison of Tukey).**

The prediction equations for the latent generalized fertility of soil  $j$  for each model and the fit statistics are given below:

Equation 1: RGR, intact soil cores (26 soils) ( $X^2=0.149$ ,  $p=0.928$ ):

$$(1) F_{G,j} = -130.5 + 0.354RGR_{Fr,j} + 0.373RGR_{Tp,j} + 0.163RGR_{Ta,j} + 0.332RGR_{At,j}.$$

Equation 2: ln(BM), intact soil cores ( $X^2 = 0.402$ ,  $p = 0.818$ ):

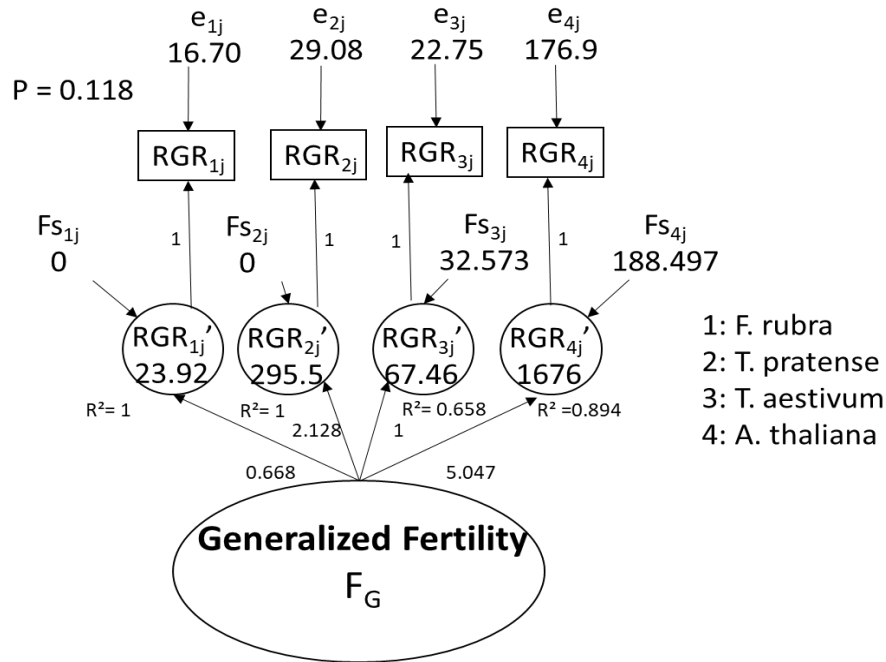
$$(2) F_{G,j} = -2.524 + 0.163BM_{Fr,j} + 0.247BM_{Tp,j} + 0.188BM_{Ta,j} + 0.21BM_{At,j}$$

Equation 3: RGR, sieved soil ( $X^2 = 1.840$ ,  $p = 0.118$ , figure 4):

$$(3) F_{G,j} = -35.1 + 0.14RGR_{Fr,j} + 0.256RGR_{Tp,j} + 0.063RGR_{Ta,j} + 0.048RGR_{At,j}$$

Equation 4: ln(BM), sieved soil ( $X^2 = 2.166$ ,  $p = 0.339$ ):

$$(4) F_{G,j} = -0.816 + 0.12BM_{Fr,j} + 0.0922BM_{Tp,j} + 0.0537BM_{Ta,j} + 0.0287BM_{At,j}$$

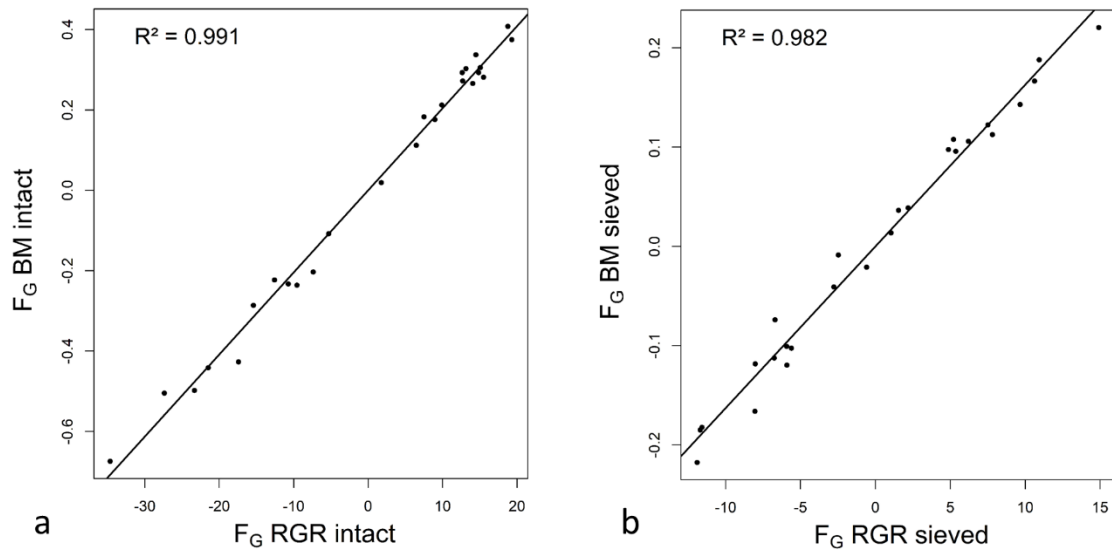


**Figure 3.4 : Tested measurement model.**

*It relates the latent generalized soil fertility ( $F_G$ ) to the true values of relative growth rate ( $RGR_{ij}'$ ) of each of the four phytometer species grown in sieved soils, the measured values of  $RGR_{ij}$ , the pure measurement errors of  $RGR_{ij}$  ( $e_{ij}$ ), and the variation in the true values of  $RGR_{ij}$  that are unique to each species and not related to a common generalized fertility ( $Fs_{ij}$ ). Values along the paths are the path coefficients. Also shown ( $R^2$  values) is the proportion of the variance in the  $RGR_{ij}'$  values associated with  $F_G$ . Other values are the variances associated with measurement errors ( $e_{ij}$  to  $e_{4j}$ ), with specific fertility ( $Fs_{ij}$ ) and with  $F_G$ . The  $P$ -value indicates the probability to reject the model when data could have been generated according to it. Said otherwise, a  $P$ -value above 0.05 indicates that the model cannot be rejected and can thus, explain the data.*

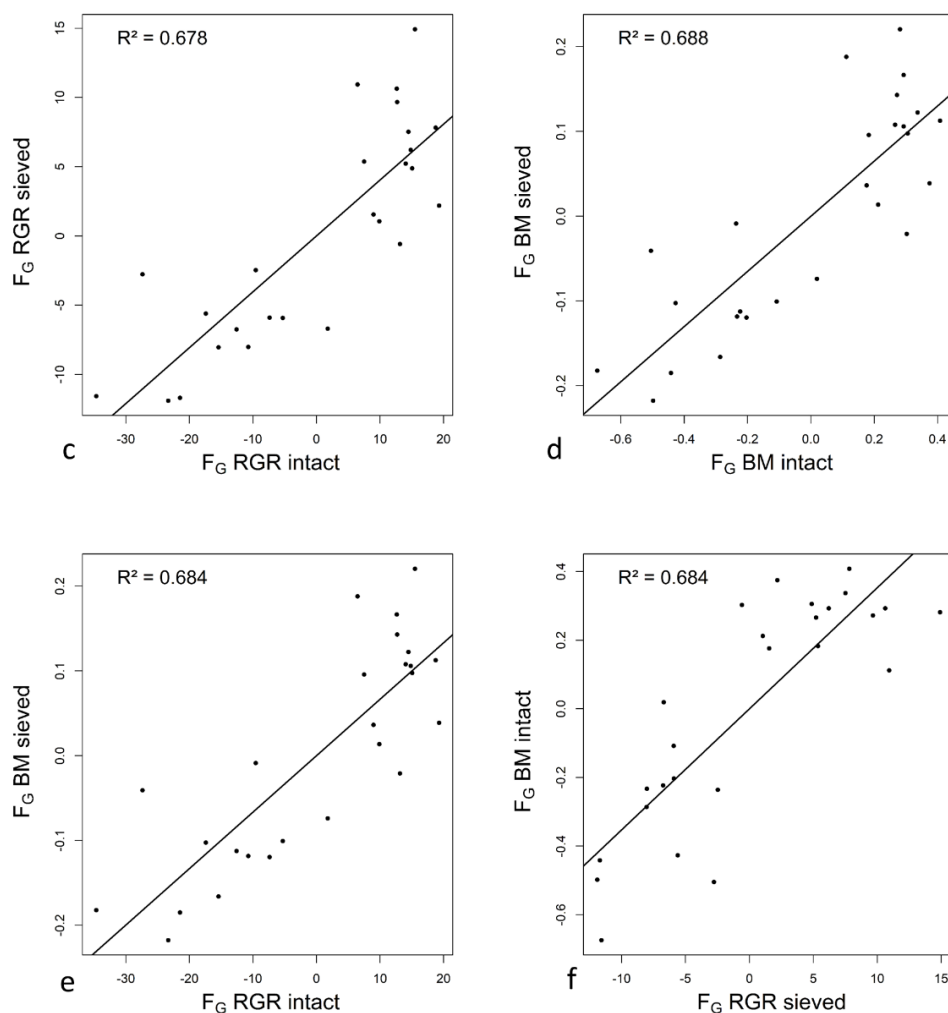
The  $F_G$  values obtained based on either RGR or  $\ln(\text{biomass})$  at the second harvest obtained using the intact cores (equations 1 vs 2) were essentially interchangeable ( $R^2=0.991$ ) although the measurement units naturally differ; the same conclusion applies in the sieved soil (equations 3 vs.4,  $r^2=0.984$ ) (Fig. 3.5A). The correlation between the  $F_G$  values were also

positive and strong when comparing the values obtained from intact soil cores with those obtained from sieved soil (Fig. 3.5B) whether based on RGR ( $R^2=0.676$ ) or on  $\ln(\text{biomass})$  ( $R^2=0.688$ ).



**Figure 3.5A: Correlations between the four different measures of generalized fertility,  $F_G$ .**

Units of  $F_G$  were defined such as a unit value of  $F_G$  indicates a soil inducing a wheat relative growth rate (RGR) or  $\ln$  biomass (BM) of respectively  $1 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  or  $1 \ln(\text{mg})$  above the average RGR or  $\ln(\text{BM})$  of wheat while a negative value indicates a wheat RGR or  $\ln$  (BM) of 1 unit below the average.  $F_G$  RGR intact:  $F_G$  calculated from RGR in intact soil cores (average =  $113.8 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ).  $F_G$  BM intact:  $F_G$  calculated from  $\ln(\text{BM})$  in intact soil cores (average =  $4.52 \text{ mg}$ );  $F_G$  RGR sieved:  $F_G$  calculated from RGR in sieved soils (average =  $80.72 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ );  $F_G$  BM sieved:  $F_G$  calculated from  $\ln(\text{BM})$  in sieved soils (average =  $4.09 \text{ mg}$ ).



**Figure 3.5B: Correlations between the four different measures of generalized fertility,  $F_G$ .**

*Units of  $F_G$  were defined such as a unit value of  $F_G$  indicates a soil inducing a wheat relative growth rate (RGR) or  $\ln$  biomass (BM) of respectively  $1 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  or  $1 \ln(\text{mg})$  above the average RGR or  $\ln(\text{BM})$  of wheat while a negative value indicates a wheat RGR or  $\ln(\text{BM})$  of 1 unit below the average.  $F_G$  RGR intact:  $F_G$  calculated from RGR in intact soil cores (average =  $113.8 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ).  $F_G$  BM intact:  $F_G$  calculated from  $\ln(\text{BM})$  in intact soil cores (average =  $4.52 \text{ mg}$ );  $F_G$  RGR sieved:  $F_G$  calculated from RGR in sieved soils (average =  $80.72 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ );  $F_G$  BM sieved:  $F_G$  calculated from  $\ln(\text{BM})$  in sieved soils (average =  $4.09 \text{ mg}$ ).*

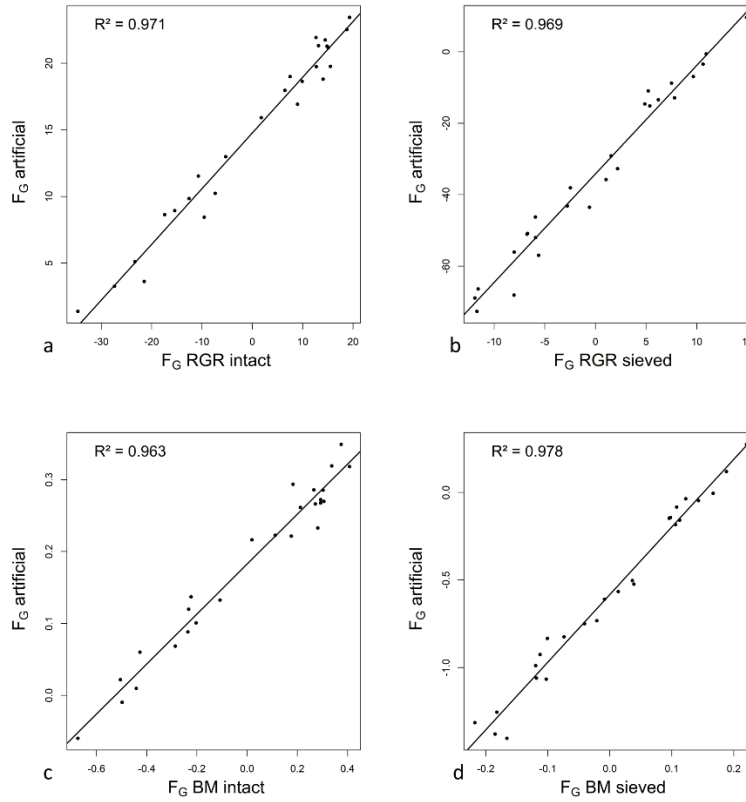


However, these values were not interchangeable, as seen when looking at the 1:1 lines. Sieved soil resulted in less variation in  $F_G$  values and so the extremes of fertility were reduced in the sieved soil relative to the intact soil cores. We also verified which estimates of  $F_G$  best predicted the aboveground biomass production of the natural vegetation under common garden conditions (Tab. 3.2). The four different  $F_G$  measures predicted this natural biomass production essentially equally (~63% of the variation) and twice as well as the soil nitrate flux rate, which was the strongest predictor of the nutrient fluxes.

**Table 3.2 : Pearson correlation coefficients between the aboveground biomass production of the natural vegetation (g per growing season) growing in its own soil from 26 different sites, when placed in a common location, and four different measures of generalized measures soil fertility ( $F_G$ ) plus the supply rates of the three most important soil nutrients as measured from ion exchange membranes.**

| Fertility measure  | $R^2$ |
|--|-------|
| FG measured by RGR in intact soil cores                                      | 0.63  |
| FG measured by $\ln(\text{biomass})$ in intact soil cores                    | 0.63  |
| FG measured by RGR in sieved soil  | 0.63  |
| FG measured by $\ln(\text{biomass})$ in sieved soil                          | 0.61  |
| $\text{NO}_3^-$ flux ( $\mu\text{g } 10 \text{ cm}^{-2} 14 \text{ d}^{-1}$ ) | 0.31  |
| K flux ( $\mu\text{g } 10 \text{ cm}^{-2} 14 \text{ d}^{-1}$ )               | 0.06  |
| P flux ( $\mu\text{g } 10 \text{ cm}^{-2} 14 \text{ d}^{-1}$ )               | 0.07  |

Finally, we wished to know if the measured values, either RGR or  $\ln(\text{BM})$ , from one method of soil treatment (intact cores or sieved soil) could be used in the prediction equations obtained using the other method of soil treatment. The results (fig. 3.6) show that the resulting  $F_G$  values are highly correlated, with  $R^2$  ranges from 0.96 to 0.98.



**Figure 3.6 : Correlations between the different measures of generalized fertility ( $F_G$ ) and  $F_G$  calculated with data of one experiment (“intact cores” or “sieved soils”) input in the equation of the other experiment.**

Units of  $F_G$  were defined such that a unit value of  $F_G$  indicates a soil inducing a wheat relative growth rate (RGR) or  $\ln$  biomass (BM) of respectively  $1 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  or  $1 \ln(\text{mg})$  above the average RGR or  $\ln(\text{BM})$  of wheat while a negative value indicates a wheat RGR or  $\ln$  (BM) of 1 unit below the average. (a) Correlation between  $F_G$  calculated from RGR in intact cores and  $F_G$  calculated with RGR in intact cores input in the equation of RGR sieved soils, (b) Between  $F_G$  calculated from BM in intact cores and  $F_G$  calculated with BM in intact cores input in the equation of BM sieved soils, (c) Between  $F_G$  calculated from RGR in sieved soils and  $F_G$  calculated with RGR in sieved soils input in the equation of RGR intact soil cores and (d) Between  $F_G$  calculated from BM in sieved soils and  $F_G$  calculated with BM in sieved soils input in the equation of BM intact soil cores.

## 6. Discussion

RGR is a measure of the per unit mass rate of plant growth that a soil can sustain. Plant dry weight at a fixed time is a measure of the absolute growth rate of the plant that a soil can sustain. However, when other environmental factors affecting plant production are held constant (temperature, irradiance, water inputs), both are measures of the capacity of a given soil to produce plant biomass. The latent variable in the structural equations measurement model ( $F_G$ ) is a measure of the capacity of a given soil to produce plant biomass that is common over all four phytometers; *i.e.* the “fertility” of the soil. Although the two measures of plant growth are not equivalent, we can expect a close correlation between the two. In fact, our measures of  $F_G$  for each soil using RGR or  $\ln(\text{biomass})$  were almost perfectly correlated, whether measured in intact soil cores or sieved soil (figure 3.5A). This means that one can obtain a comparable measure of the generalized fertility of a soil by using  $\ln(\text{biomass})$  while reducing in half the number of plants, pots and space per species. The units of  $F_G$  would change from  $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$  of dry mass produced to  $\ln(\text{mg})$  of dry mass produced, but the relationship between the values of  $F_G$  of different soils would be essentially identical. Given the extremely tight correlation between the two, one could even use the regression equation between the two to produce a conversion factor that would render the two almost numerically identical in the same way as one can convert between other arbitrary measurement scales like feet and meters.

Since it can be difficult to obtain intact soil cores in shallow or rocky soil and since it is easier to transport, store and ship sieved soil than intact soil cores, we also wished to determine if the act of sieving and drying soil before cold storage would greatly affect the estimated generalized fertility of such soil. We expected this to be the case since the act of sieving the soil and removing living roots could greatly change its ability to provide the plant with needed resources. Such changes potentially include the composition of soil microorganisms (Hattori, 1988), which are known to be related to soil fertility (Abbot and Murphy, 2007 page 2), the size of soil aggregates (Rillig and Mummey, 2006), the water holding capacity (Franzluebbers, 2002) and the amount and stabilization of organic matter (Six *et al.* 2002) which would affect nutrient cycling and fluxes. Indeed, our results confirm this, as seen in

Figure 3.2 and Figure 3.3. The four phytometer species all grew more poorly in the sieved soil and the decrease in growth in the sieved soil was species-specific. However, despite the drastic modification of the intact soil structure, the measures of  $F_G$  based on intact soil cores or sieved soil were still similar, with an  $r^2$  of 0.68 (Figure 3.5Bc,d). The main difference was that the soils identified at the extremes of  $F_G$  in the intact soil cores had less extreme values of  $F_G$  when measured in sieved soil. For example, the  $F_G$  values of the soils based on RGR in intact cores, varied from  $-35$  to  $20 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  around the average RGR of wheat in intact cores ( $113.8 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) while the values based on RGR in sieved soil only varied from  $-12$  to  $15 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  around the average RGR of wheat in sieved soils ( $72 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ; figure 3.5Bc). However, an  $r^2$  of 0.68 is not strong enough to allow for direct quantitative conversion between values obtained using the two different soil treatments. For quantitative comparisons between soils, it will be necessary to use prediction equations specific for the method of soil treatment. Importantly, since such a drastic modification of the method of soil treatment still resulted in relatively similar  $F_G$  values, then it is likely that less drastic modifications in the experimental conditions, such as small changes in temperature or light intensity, would have only very small effects on the estimation of  $F_G$ .

It is also important that the prediction equations of  $F_G$ , based either on RGR or  $\ln(\text{biomass})$ , were extremely stable across experiments. Inputting the values of either RGR or  $\ln(\text{biomass})$  obtained when growing the plants in one type of soil treatment into the prediction equations developed using the other method of soil treatment resulted in almost identical predictions of  $F_G$  ( $r^2$  ranging from 0.96 to 0.98; figure 3.6). This means that it is possible to use the prediction equations given here (equations 1 to 4) to predict  $F_G$  values without having to sample many different soils in a region and then refit the latent variable measurement model (figure 3.1: part1). These  $F_G$  values should be numerically comparable across studies so long as the input values (RGR or biomass) are obtained under the same experimental conditions. Since the calculation of  $F_G$  does not depend on the soil properties that cause variation in plant growth, then if plant growth is limited by nitrate supply in one location and by phosphate supply at another location, but both soils result in the same value of  $F_G$ , then these two soils are equally “fertile”.

Our goal is to develop a method by which researchers can measure soil “fertility” in a way that is numerically comparable across studies and geographical locations even when the underlying causes of soil fertility differ or when the species composition of the vegetation differs. It is important to remember that we refer here to soil fertility not site fertility, *i.e.* the fertility of a given soil when non-soil causes of plant growth like temperature, water inputs, irradiance or growing season length, are held constant. The results reported here suggest that this is possible, that one could use sieved soil rather than intact soil cores, and that one can use a single harvest. These changes should make it easier to use the original method described in Daou & Shipley (2019). The fact that changing from intact soil cores to sieved soil resulted in highly correlated values of  $F_G$  also suggests that the method might be relatively insensitive to small changes in other non-soil variables like growth temperature or irradiance, although this remains to be established.

## **7. Acknowledgements**

This research was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada. Data will be archived in Dryad repository (<http://datadryad.org>). We thank Didier Labarre and Xavier Lamontagne for help in the experimental setup.

## **8. References**

Grime, J. P. (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17:255–260.

Mayfield, M. M. and Levine, J. M. (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology letters* 13:1085–1093.

Kraft, N. J. B., Godoy, O. and Levine, J. M. (2015) Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:797–802.

Shipley, B. (2010) From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities. Cambridge Univ. Press, Cambridge UK.

Warton, D. I., Shipley, B. and Hastie, T. (2014) CATS regression – a model-based approach to study trait-based community assembly. *Methods in Ecology and Evolution* 6:389–398.

Laughlin, D. C. and Laughlin D. E. (2013) Advances in modeling trait-based plant community assembly. *Trends in Plant Science* 18:584–593.

Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, E., Laughlin, D. C. and Reich, P. B. (2016) Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180:923–931.

Grime, J. P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111:1169–1194.

Ordoñez, J. C., Van Bodegom P. M., Witte, J.-P. M., Wright, I. J., Reich, P. B. and Aerts, R. (2009) A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18:137–149.

Liu, X., Swenson, N. G., Wright, J. S., Zhang, L., Song, K., Du, Y., Zhang, J., Mi, X., Ren, H. and Ma, K. (2012) Covariation in Plant Functional Traits and Soil Fertility within Two Species-Rich Forests. *PLoS ONE* 7(4).

Daou, L. and Shipley, B. (2019) The measurement and quantification of generalized gradients of soil fertility relevant to plant community ecology. *Ecology* 100(1):e02549. 10.1002/ecy.2549

R Development Core Team R: a Language and Environment for Statistical Computing 3-900051-07-0, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (2013) <http://www.R-project.org/>

Gelman, A., Su, Y.-S., Yajima, M., Hill, J., Pittau, M. G., Kerman, J., Zheng, T. and Dorie, V. (2007) Functions to accompany A. Gelman and J. Hill, *Data Analysis Using Regression and Multilevel/hierarchical Models*, Cambridge University Press, 2007.

Rosseel, Y. (2012) lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling. *Journal of Statistical Software* 48:1–36. URL <http://www.jstatsoft.org/v48/i02/>.

Dray, S. and Dufour, A. B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22:1–20.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. and Walker, S. (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67:1–48.

Hattori, T. (1988) Soil aggregates in microhabitats of microorganisms. Reports of the Institute for Agricultural Research, Tohoku University 37:23–36.

Abbott, L. K. and Murphy, D. V. (2007) Soil Biological Fertility: A Key to Sustainable Land Use in Agriculture. Springer. 267p.

Rillig, M. C. and Mummey, D. L. (2006) Mycorrhizas and soil structure. New phytologist 171:41–53.

Franzluebbers, A. J. (2002) Water infiltration and soil structure related to organic matter and its stratification with depth. Soil and Tillage Research 66:197–205.

Six, J., Feller, C., Denef, K., Ogle, S., de Moraes Sa, J. C. and Albrecht, A. (2002) Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils – Effects of no-tillage. Agronomie, EDP Sciences, 22:755–775.

## CHAPITRE 4

### QUANTIFYING THE RELATIONSHIP LINKING THE COMMUNITY WEIGHED FUNCTIONAL TRAITS AND SOIL FERTILITY

#### 1. Description de l'article et contribution

Grime, parmi d'autres écologues, fait l'hypothèse qu'il existe une relation systématique entre la productivité primaire nette d'un site et un ensemble de traits, reliés à un compromis entre acquisition et conservation de ressources. Parmi ces traits, on retrouve la surface spécifique foliaire (SLA), la teneur en matière sèche (LDMC), la surface foliaire et la vitesse spécifique de croissance. Il est possible de mesurer ces traits fonctionnels grâce à des méthodes standardisées qui permettent les comparaisons. Mais ce n'est pas le cas pour la fertilité du sol. Nous avons utilisé les quatre modèles développés par Daou et Shipley (2019; Chapitre 2,3) pour quantifier la fertilité généralisée ( $F_G$ ) dans 21 sites du sud du Québec où nous avons mesuré les scores CSR de Grime, la SLA, la LDMC et la hauteur. En utilisant les quatre méthodes, nous avons également mesuré  $F_G$  dans 7 sites du sud de la France. Ces sites, étant étudiés par le CNRS de Montpellier, La SLA et la LDMC ont déjà été mesurées.

Les résultats montrent que la plupart des traits sont corrélés de manière non linéaire à la fertilité du sol, et que ces corrélations sont plus fortes qu'avec les caractéristiques du sol testées dans cette étude (N, P, K, teneur en MO). De plus, les données de Montpellier s'inscrivent dans les nuages de points du Québec et ne diffèrent pas significativement de ceux-ci. Les relations ne portent que sur 7 points, mais elles semblent être conservées entre le Québec et la France. Dans l'ensemble, les relations identifiées et quantifiées dans ce papier sont cohérentes avec les hypothèses et la littérature.

Cet article nous a permis de quantifier les relations entre les traits fonctionnels les plus utilisés et le gradient de fertilité du sol qui s'exprime à l'échelle d'une communauté multi spécifique de plantes.



Pour cet article, j'ai élaboré le dispositif expérimental avec l'aide de Bill Shipley et Éric Garnier. J'ai collecté les données et identifié les espèces avec Xavier Lamontagne et Éric Garnier. J'ai rédigé le manuscrit de l'article avec Bill Shipley et Éric Garnier. L'article va probablement être bientôt soumis à Ecology Letters.

## 2. Quantifying the relationship linking the community weighed functional traits and soil fertility

Laurent Daou<sup>1</sup>, Bill Shipley<sup>1\*</sup>, Éric Garnier<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Laboratoire d'Écologie Fonctionnelle, Département de biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke (QC) Canada J1K 2R1

<sup>2</sup>Centre d'Écologie Fonctionnelle (CEF), CNRS Montpellier

\*Author for correspondence. (819) 821-8000, poste 62079 - Fax: (819) 821-8049  
[Bill.Shipley@USherbrooke.ca](mailto:Bill.Shipley@USherbrooke.ca)

### Abstract

1: New methods were developed to predict and quantify generalized soil fertility ( $F_G$ ), *i.e.* the productive capacity of a soil at an interspecific scale when non-soil environmental variables are held constant. This was done by using the structural equations and the latent variable measurement model applied to the biomass production (relative growth rates or final biomass) of *Festuca rubra*, *Trifolium pratense*, *Triticum aestivum* and *Arabidopsis thaliana* grown under standardized environmental conditions in intact soil cores or 2 mm sieved soils.

2: We investigated the relationship between the measures of  $F_G$  obtained using these four different methods and the measures of community weighed means (CWM) of five functional traits measured on 21 sites of the south of Quebec; the specific leaf area (SLA), the leaf dry matter content (LDMC), the height and the C, S and R scores according to Grime's triangle. The relationships between the four measures of  $F_G$ , SLA and LDMC were also investigated for 7 soils of the south of France.

3: Results showed that the  $F_G$  measures of sieved soils were more strongly correlated ( $R^2$  between 0.34 and 0.48) to all the functional traits investigated than to  $F_G$  measures of intact cores or any of the soil variables (N, P, K fluxes) measured in this study. These relationships were non-linear and consistent with expectations available in literature except for vegetative height. S-score and LDMC decreased with an increasing soil fertility when R-score, SLA and

height increased. Finally, the relationships identified in Quebec successfully predicted the relationship identified in the south of France.

4: Thus, CWM of traits can be quantitatively related to generalized soil fertility and generalized to different sites.

**Key-words:** Structural equations modelling; latent variable measurement model; plant communities; relative growth rate; CSR triangle; leaf dry matter content, specific leaf area, plant height.

### 3. Introduction

We can classify those variables affecting net primary productivity into two groups: those variables that are not properties of soils (irradiance, air temperature, precipitation, water-table levels) and those that are (soil pH, soil structure, soil biota, soil nutrient concentrations and fluxes). If we hold constant non-soil variables, which often vary over large spatial scales (irradiance, temperature, precipitation, water table levels), then local scale variation in net primary productivity is primarily determined by soil properties. This variation in the productive capacity of different soils, when non-soil properties are held constant, is called soil “fertility” by Daou & Shipley (2019a).

Grime (1979; 2001) hypothesized that there exists a systematic relationship between differences in the net primary productivity of sites (any decrease of which he terms “stress”) and a suite of plant traits related to a tradeoff between resource acquisition and retention. Prominent among these traits are maximum relative growth rate (RGR), specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC) and leaf area (LA) (Vile *et al.*, 2006; Ordoñez *et al.*, 2009; Hodgson *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2012). Grime’s (1979; 2001) hypothesis, with respect to these soil properties, can then be stated as two different, but related, hypotheses.

Species level hypothesis: if we measure the level of soil fertility at which each species reaches its maximum relative abundance, and we measure its relevant trait values, then there will exist a quantitative relationship between the two that is generalizable across different taxonomic groups and geographical locations;

Community level hypothesis: if we measure the level of soil fertility of a site, and we measure the trait values expressed by the average plant in this site (*i.e.* the community-weighted trait values), then there will exist a quantitative relationship between the two that is generalizable across different taxonomic assemblages and geographical locations. If this community level hypothesis is correct then, once the trait – soil fertility relationship has been quantified, it will be possible to predict the community-weighted trait values of new sites after measuring their levels of soil fertility. In this paper we test the community level hypothesis.

These hypotheses are foundational claims of plant functional ecology. If the evidence for them is weak or lacking, then this represents an important “loose foundation stone” (Shipley *et al.*, 2016) that must be either reinforced or else replaced. It might seem that neither of these hypotheses needs testing, since this has been done many times, for example (Vitousek *et al.*, 1992; Ordoñez *et al.*, 2009). In fact, neither of these hypotheses have ever been properly tested. This is because no study has actually done each of the necessary steps required for such a test. This requires that one (i) quantifies, in different sites, either its net primary production or soil fertility (*i.e.* the productive capacity of different soils, when non-soil properties are held constant), (ii) develops a predictive quantitative relationship between these environmental properties and the relevant functional traits, (iii) repeats these measurements in new sites not included in the original predictive relationship, and (iv) shows that the community weighted trait values of these new sites are consistent with the original quantitative relationship.

### *Existing evidence*

Several foundational studies in plant functional ecology have shown that, when comparing species typical of sites with qualitatively high or low net primary productivity, these species differ in terms of values of certain traits related to resource capture and retention; namely, low maximum relative growth rates, photosynthesis rates, and nutrient absorption rates, and high root to aerial system ratio, long-lived tissues and high concentrations in secondary metabolites (Grime, 1977; 2001; Chapin III, 1980; Tilman, 1988; Chapin III *et al.*, 1993). However, qualitative comparisons between sites at the extremes of net primary productivity cannot be used to claim that there is a predictable quantitative relationship between the two. It might be thought that Grime’s original (1977) CSR ordination provided such evidence, but this is not true. Grime’s original (1974; 1977) CSR ordination, expressed in terms of community means rather than individual species, included a “stress” axis whose quantification consisted of (i) measuring the relative abundance of species in many different 1 m<sup>2</sup> quadrats of herbaceous vegetation in central England, (ii) measuring the relative growth rate of 100 species in controlled and optimal growth conditions (thus, RGR<sub>max</sub>), and then (iii)

calculating a weighted mean  $RGR_{max}$ , in which the  $RGR_{max}$  of each species in the quadrat was weighted by its relative abundance. The actual net primary productivity of the sites was not measured, nor were any measurements taken of soil nutrient concentrations or supply rates of these sites. Thus, Grime's (1977) stress axis was not empirically shown to be correlated with stress (or site productivity) but was instead assumed to measure it. Grime *et al.* (1997) subsequently produced a PCA axis (axis 1) involving 67 traits of 43 British species which describes a tradeoff between resource acquisition and retention, and noted that the species scores on this axis were correlated with their  $RGR_{max}$  values (*i.e.* their scores along the original "stress" axis). Hodgson *et al.* (1999) subsequently modified the CSR ordination scheme by replacing the original stress axis, defined using  $RGR_{max}$ , with axis 1 of Grime *et al.* (1997); this new stress axis was therefore even further removed from any empirical relationship with net primary productivity or any soil properties, since it was entirely defined by plant traits.

**Table 4.1 : Different methods of measuring the soil fertility in agriculture.**

| Authors                       | quantification of fertility                                  | methods   | scale                          |
|-------------------------------|--|---|--------------------------------|
| brewster et al. (1976)        | fertilization different levels of P                          | soil solution concentrations 56 and $800 \times 10^{-6} M$  | Canola monoculture             |
| Tilman and Wedin (1991)       | N input  | addition of 6.55 g m <sup>-2</sup> yr <sup>-1</sup> of N as NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub>   | monoculture of 5 herbaceous    |
| Sanchez et al. (1997)         | N, P, K inputs   | organic or mineral forms  | Agriculture at scale of Africa |
| Clay et al. (1998)            | food production (biomass)                                    | -   | Agriculture at scale of Africa |
| Bardgett et al. (1999)        | N inputs gradient  | 0 or 280 kg N ha <sup>-1</sup>  | grassland microbial community  |
| Treseder and Vitousek (2000)  | N, P fertilization   | 6 mg P month <sup>-1</sup> (as triple superphosphate) and 22.5 mg N month <sup>-1</sup> for high fertility and 1/10 of that for low fertility | monospecific                   |
| Mader et al. (2002)           | N, P, K inputs   | kg ha <sup>-1</sup>   | monoculture                    |
| Dianoco and Montemurro (2010) | soil bulk density, aggregate stability, enzymatic activities | -   | Agriculture global scale       |
| Tilman et al. (2011)          | past N fertilization rates                                   | -   | Agriculture global scale       |

Subsequent modifications of the CSR scheme (*eg.* Pierce *et al.*, 2017) are all derived from Hodgson *et al.* (1999) and are entirely based on plant traits with no input from independent environmental data. Thus, the CSR model and all of its derivatives assume both the species

level and community level hypotheses given above – they do not provide independent evidence for it. Independently of CSR theory, many other studies have measured components of soil fertility.

**Table 4.2 : Different methods of measuring the soil fertility in ecology of communities.**

|  |   |   |  |
|--|---|---|--|
| Goodland and Pollard (1973)            | N, P, K, Ca, Mg, Al   | KCl extraction and titration against EDTA and eriochrome for Ca+Mg and against NaOH with bromothymol for Al. HCl/H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> extract in flame photometer for K and with acid molybdate in a colorimeter for PO <sub>4</sub> <sup>-</sup> . Oxidation with Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub> and KMnO <sub>4</sub> for total N. | forest community   |
| Grime (1977)                           | Nutrient levels (N but not only)  | -   | plant communities  |
| Vesterdal and Raulund-Rasmussen (1998) | N, P, K, Ca, Mg   | dry combustion for N, flow injection analysis for P and atomic absorption spectroscopy for the rest   | forest community   |
| Henry et al. (1999)                    | gradient of fertilization N, P, K   | 18-6-12, NPK; 0,8, 16, and 32 g N·m <sup>-2</sup> ·yr <sup>-1</sup> )   | herbaceous community   |
| Moran et al. (2000)                    | pH, OM, P, K, Ca, Mg, Al  | fertility index according to Alvim (1974)   | Amazonia   |
| Pontes et al. (2007)                   | N supply  | mineral N (NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> ) supply (12 or 36 g N m <sup>-2</sup> year <sup>-1</sup> )  | grassland communities  |
| Ordonez et al. (2009)                  | Total N and P, C:N ratio, N and P mineralization rate   | -   | communities (474 sp, 99 sites)                                   |
| Hodgson et al. (2011)                  | RGR, leaf N and Ellenberg 'Nitrogen Figures'  | -   | 2000 species   |
| Fujita et al. (2013)                   | N mineralization rate, dissolved NO <sub>3</sub> + NH <sub>4</sub> and P, soil total C, N and P | 2 methods for P: ammonium lactate-acetic acid extraction and Olsen extraction. 1M KCl extraction for NO <sub>3</sub> + NH <sub>4</sub> mineralization rates.  | communities (134 sites: 51 in common with Ordonez et al. (2009)) |
| Louault et al. (2017)                  | fertilization with mineral N, P, K  | NPK; 264 kg N·ha <sup>-1</sup> , 33 kg P·ha <sup>-1</sup> and 189 kg K·ha <sup>-1</sup> )   | grassland communities (same site as Pontes et al.)               |

Table 4.1 and 4.2 summarize some of the different methods and measures of soil fertility that have been published, both in agriculture and in plant ecology. Of these publications, six have also related these measures to plant traits. Of the publications that have related plant traits to independently measured components of soil fertility, the strength of the correlations are surprisingly weak. For instance, Ordoñez *et al.* (2009), in a global study on 474 species in 99

sites found that only 22-23% of an integrated leaf economy measure was explained by soil variables alone. Fujita *et al.* (2013) in a study on 134 communities of grasslands, 51 of them from Ordoñez *et al.* (2009), explained only 33% of the between-site variations of Leaf Nitrogen Content (LNC) Using all the measures of fertility together. Since none of these studies have actually measured soil fertility (*i.e.* the capacity of a soil to increase or decrease plant growth, when non-soil causes are constant), but only certain components of it, it is possible that these weak and variable relationships are due to poor measures of soil fertility, a point raised by Ordoñez *et al.* (2010). Typically, these studies do not directly measure either net primary productivity or some other measure of plant production; rather, they measure soil properties that are (partial) causes of productivity. Many were developed for agricultural purposes in particular soils and climates and were tuned for specific species rather than for use in broad interspecific comparisons or for community-level comparisons. They typically concentrate on the causes of soil fertility (concentrations and/or fluxes of soil chemical nutrients) rather than the effects of soil fertility (the rate of production of plant biomass). However, plant growth in different soils (or even the same soil at different times) can be limited by different causes (Chapin III *et al.*, 1986; Fay *et al.*, 2015). Since different soils are limited by different combinations of nutrients, and since there is no general way of translating between levels of different limiting nutrients that result in the same level of productive capacity of a soil, it is impossible to quantitatively compare different soils in terms of their “fertility” using these methods. Furthermore, since the links between soil nutrients and plant productivity are species dependent, none of these methods can be applied at the scale of entire plant communities. In fact, the notion of a limiting nutrient does not necessarily apply at the scale of communities or interspecific comparisons. This is because, contrary to isolated species, different species in a community can potentially be limited by different nutrient ratios and so the biomass production of the community is not only a consequence of soil nutrient fluxes but also of the species composition (Danger *et al.*, 2008). These points lead us to conclude that empirical evidence for a general quantitative relationship between soil fertility and any community-weighted functional traits, *i.e.* one that is generalizable across different taxonomic assemblages and geographical locations, is very limited. This brings into question one of the foundational claims of plant functional ecology. In order to properly



evaluate the hypothesis that there exists a general quantitative relationship between soil fertility of sites and a suite of plant traits related to resource acquisition and retention, it is necessary to have a method of measuring soil fertility that can be quantitatively generalized across soils, is applicable at the scale of entire plant communities, and that quantifies “soil fertility” in a way that produces common measurement units when measured in soils whose causes of soil fertility are different, *i.e.* having different physical properties that limit plant growth, and having different species’ composition. Daou & Shipley (2019a,b) have produced such a method.

Briefly, this method consists in growing 4 different phytometer species (*Festuca rubra*, *Trifolium pratense*, *Triticum aestivum* and *Arabidopsis thaliana*) differing widely in their resource ecology, in sieved soils or intact soil cubes under controlled conditions of temperature, irradiance and water inputs. Using structural equations modeling, Daou & Shipley (2019a) showed that, although the RGR values and final biomass production of these species differed greatly across 76 soils from southern Quebec (Canada), they were all strongly correlated and these correlations were consistent with a single underlying latent soil cause which they called “generalized soil fertility” ( $F_G$ ).  $F_G$  is therefore a measure of the capacity of a soil to produce plant biomass when non-soil causes of net primary production are held constant.  $F_G$  was more strongly correlated with maximum standing biomass of the natural communities growing on these sites, when grown in a common garden, than any of several soil properties used alone or in combination. Because  $F_G$  is based on measures of plant growth and not on soil characteristics, these values can be compared from place to place even if the causes of the soil fertility (*i.e.* the soil characteristics) differ, or if such causes of soil fertility are not measured or even known. The second part of the model identifies the soil characteristics that locally cause variation in  $F_G$ . In Daou & Shipley (2019a) the main soil characteristic was the supply rate of nitrate, but this second part will likely differ in different geographical locations as different soil properties limit plant production. Thus, the objective of this paper is to provide the first clear empirical test of the hypothesis that there exists a general and systematic relationship between community-weighted functional traits and independently measured values of soil fertility.

## 4. Materials and methods

### *4.1. Sites and vegetation survey for the model development*

The original model for generalized fertility, published in Daou & Shipley (2019a), was based on 76 sites. These sites all contained only herbaceous vegetation within an approximately 200 x 200 km region in southern Quebec (Canada). The sites were chosen to represent the different soil types of the region and to maximize variation in aboveground biomass. These consisted of non-agricultural grassland or road verges in an area dominated by mixed deciduous – conifer forests and about 200 km south of the boreal forest. Mean minimum and maximum average temperatures (°C) are -15, -7 in January and 14, 24 in August with annual precipitation of 1050 mm. Of the 76 original sites of Daou & Shipley (2019a), Daou & Shipley (2019b) selected the 9 sites having the highest measured values of  $F_G$ , the 9 sites having the lowest, and 8 other sites randomly chosen between these two groups. From these 26 sites, they developed four modifications of the original equations for  $F_G$  from Daou & Shipley (2019a) to be used for either sieved soil (“sieved”) or intact soil cores (“intact”), and for either relative growth rate (“RGR”) or for ln-transformed final biomass (“BM”) as the measure of plant productivity. These four estimates of  $F_G$ , published in Daou & Shipley (2019b), are used in this paper and are here called “ $F_G$  RGR intact”, “ $F_G$  BM intact”, “ $F_G$  RGR sieved”, and “ $F_G$  BM sieved”. More details about sites coordinates and descriptions are available in Daou & Shipley (2019a,b).

Two years after the initial soil collection, we selected 21 of the 26 sites used in Daou & Shipley (2019b) and returned to the exact same locations from which the soils were originally collected; five of the original sites had been subsequently disturbed and so were excluded. At each site a single 50 cm x 50 cm quadrat was randomly placed. Within each quadrat, the aboveground biomass of all plants present in two bands of 10 cm were collected and separated by species. Biomass was dried at 60°C for at least 2 days. A total of 91 species were found in these 21 sites. From these data we obtained estimates of the relative abundance of each species at each site by dividing the abundance (aboveground biomass) of each species

in a given site by the total abundance over all species in that site. The remaining aboveground biomass in the full quadrat was then collected, dried at 60 °C for 2 days, and then weighed.

#### *4.2. Measurement of plant traits*

For each species, five individuals (ramets) were cut at ground level. Plants were cut at ground level and the total length of the vegetative tissues (stems straightened) was recorded on each of these five individuals to the nearest cm as a measure of the plant height. Stems were placed in moist paper and kept fresh in coolers for up to 8 hours before returning to the lab. Back in the lab, for each plant sampled, an intact leaf was cut under water and left with its petiole in water 12 h in the dark in order to bring it to full turgidity and to allow all non-structural carbohydrates to be burned off during respiration (Garnier *et al.*, 2001). Each fully turgid leaf was then scanned to measure its area using the ImageJ program (<https://imagej.net>) and weighed. All the samples were then dried at 60 °C for 2 days and weighed. The SLA of the leaf was calculated by taking the ratio of its projected surface (mm<sup>2</sup>) of fresh leaf to its dried mass (mg). The LDMC was calculated by taking the ratio of the dried mass to the fresh mass. The community-weighted values (CWM) of each trait was calculated for each site by multiplying the trait values of each species present in the site by its relative abundance and then summing these. These CWM values are therefore an estimate of the trait value of a “typical” individual calculated over all species in the site. Following Pierce *et al.* (2017), we then calculated Grime’s CSR scores (competitors, stress tolerators, ruderals) for each site using the CWM values of leaf area, SLA and LDMC. The R and S dimensions are mostly determined by the tradeoff between SLA and LDMC while the C dimension is mostly determined by leaf area.

#### *4.3. Sites and vegetation survey for the independent model test*

We then used previously published data on species composition and trait values of SLA and LDMC from a long term experimental site located in southern France on a limestone plateau (Larzac Causse) at the INRA La Fage experimental station (43°55'N, 3°05'E, 790 m a.s.l). Note that this is a subset of the traits measured in the Quebec data set. Average January temperatures are 1° C, average August temperatures are 19° C, and annual precipitation is 1070 mm (Bernard-Verdier *et al.*, 2012). This site was traditionally grazed by sheep but has undergone experimental treatments since 1972. We chose two sites that have been fertilized (65 kg of N and 40 kg of P per year) and intensely grazed since 1978. Three further sites received no fertilization and were less intensely grazed. Two final sites served as controls in which no fertilization was added and no sheep grazing was allowed. Then, using the same protocol as in Daou & Shipley (2019b), except that the growth experiment was conducted in a research greenhouse, we collected soil samples and measured RGR and biomass of the same four phytometer species. Average temperatures during the growth experiment were 26° C which were approximately the same than in the original experiment of Daou & Shipley (2019b).

#### *4.4. Soil measurements*

For both the soil samples from both Quebec and La Fage, the flux of NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, P and K and several other cations and anions were measured by using PRS probes (WesternAg company) that were left 14d in pots containing no plants but experiencing the same environmental conditions and water additions as the growth measurements. PRS (“Plant Root Simulator”) probes are thin paired (cation and anion) ion-exchange membranes (10 cm<sup>2</sup> surface) held in a plastic sleeve and placed in the soil while insuring intimate contact between the soil and the membrane. These membranes capture ions relative to their supply in the soil solution.

The ion fluxes are expressed as micrograms per 10 square centimeters for a 14-d period. The organic matter (OM) content was assessed by loss on ignition (Ben-Dor and Banin, 1989).

#### 4.5. Statistical analysis

We also calculated the proportion of perennial plants at a site by scoring each species as 0 (if an annual) or 1 (if a perennial) and then calculating the community-weighted value of this trait (“perenniality”). This was used as an indirect indicator of disturbance. This gave a trait matrix for the Quebec data of 21 rows (sites) by seven columns (CWM values of C, S, R, SLA, LDMC, LA, and Height). We also had an environmental matrix for the Quebec data of 21 rows (sites) by eight soil properties ( $F_G$  RGR intact,  $F_G$  BM intact,  $F_G$  RGR sieved,  $F_G$  BM sieved, the flux of N, P, K and the organic matter content).

Statistical analyses were performed using the R software version 2.13.2 (R Development Core Team, 2013) including the arm (Gelman *et al.*, 2007), lavaan (Rosseel, 2012), ade4 (Dray and Dufour, 2007), lme4 (Bates *et al.*, 2015) and mgcv (Wood, 2016) packages. We then projected the seven values of the La Fage data (involving only the SLA and LDMC traits) onto the pre-existing relationships developed for the Quebec data. To test if the relationship between the trait and  $F_G$  differed significantly in the La Fage data relative to the Quebec data, we then added the La Fage data to the Quebec data and included the origin (Quebec/La Fage) as a factor in the gam model and tested the significance of this added factor. Finally, two principal component analyses were done to compare the soils from Quebec and from France according to (i) their N, P and K fluxes and (ii) all 12 nutrients fluxes, N, P, K, Mn, Fe, Al, Pb, Mg, Cu, Ca, Zn, S.

## 5. Results

### 5.1. Relationships between traits and soil fertility in the Quebec data

Table 4.3 summarizes the strength of the relationships between the community-weighted traits and the different environmental variables in the Quebec data.

**Table 4.3 : Percent of the total variance ( $R^2$ ) of each community attribute (Y, columns) explained by each soil property (X, rows) using a generalized additive model:  $Y \sim s(X)$ .**

|  | C           | S           | R           | LDMC<br>(proportion) | SLA<br>(mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> ) | LA (mm <sup>2</sup> ) | Vegetative<br>height (cm) |
|--|-------------|-------------|-------------|----------------------|--|-----------------------|---------------------------|
| F <sub>G</sub> (RGR, intact<br>cores)        | 0.05        | NS          | <0.01       | NS                   | NS   | NS                    | 0.31                      |
| F <sub>G</sub> (final mass,<br>intact cores) | 0.03        | NS          | NS          | NS                   | NS   | NS                    | 0.32                      |
| F <sub>G</sub> (RGR, sieved<br>soil)         | 0.07        | 0.42        | 0.4         | 0.31                 | 0.39                                       | NS                    | <b>0.34</b>               |
| F <sub>G</sub> (final mass,<br>sieved soil)  | NS          | <b>0.48</b> | <b>0.45</b> | <b>0.36</b>          | <b>0.45</b>                                | NS                    | 0.16                      |
| NO <sub>3</sub> -                            | 0.1         | 0.16        | 0.17        | 0.12                 | 0.12                                       | NS                    | 0.11                      |
| P  | <b>0.08</b> | 0.12        | 0.12        | 0.14                 | 0.16                                       | NS                    | NS                        |
| K  | 0.06        | 0.01        | 0.01        | 0.07                 | NS   | NS                    | NS                        |
| Organic matter                               | 0.06        | NS          | NS          | 0.01                 | NS   | NS                    | 0.03                      |

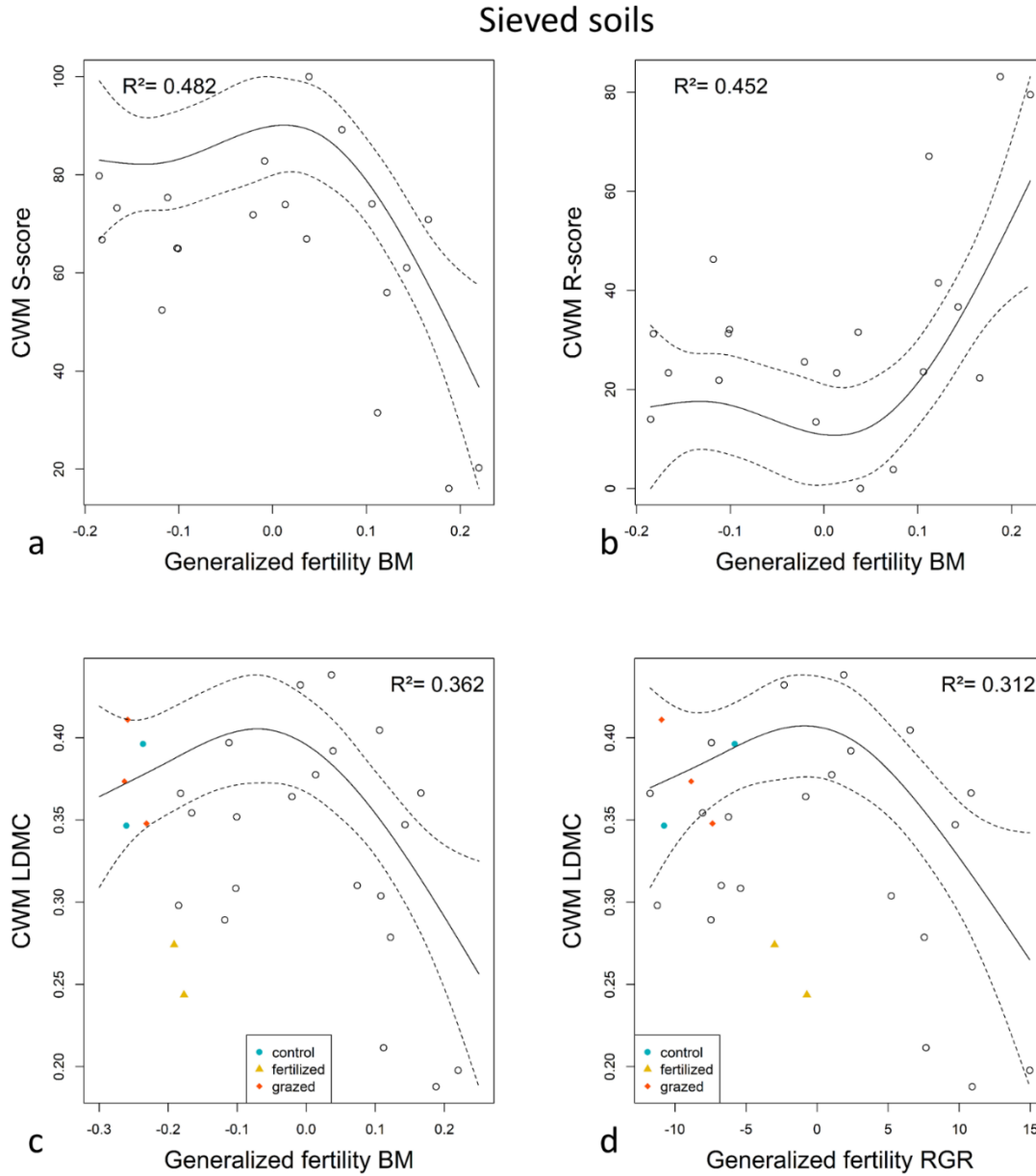
*NS: not statistically significant. The soil property explaining the largest proportion of the variance of each community attribute is shown in bold for visual identification.*

In almost every case, the measure of generalized fertility using sieved soil explained the highest proportion of variation. Generalized fertility using the intact soil cores almost always

performed more poorly in terms of the proportion of variation explained. Figure 4.1 shows the relationship between each community weighted SLA and LDMC values and the  $F_G$  values obtained in the sieved soil.

To place these  $F_G$  values in context, an  $F_G$  of zero represents the average soil fertility of the Quebec soils. This average soil will produce RGR values of the four phytometer species (*Triticum aestivum*, *Festuca rubra*, *Trifolium pratense*, *Arabidopsis thaliana*) of 118.4, 79.0, 102.2 and 150.6 mg/g/d. The least fertile soils had an  $F_G$  of -10 (*i.e.* a soil producing an RGR of 108.4 mg/g/d for wheat) and the most fertile soils had an  $F_G$  of 15 (a soil producing an RGR of 128.4 mg/g/d of wheat).

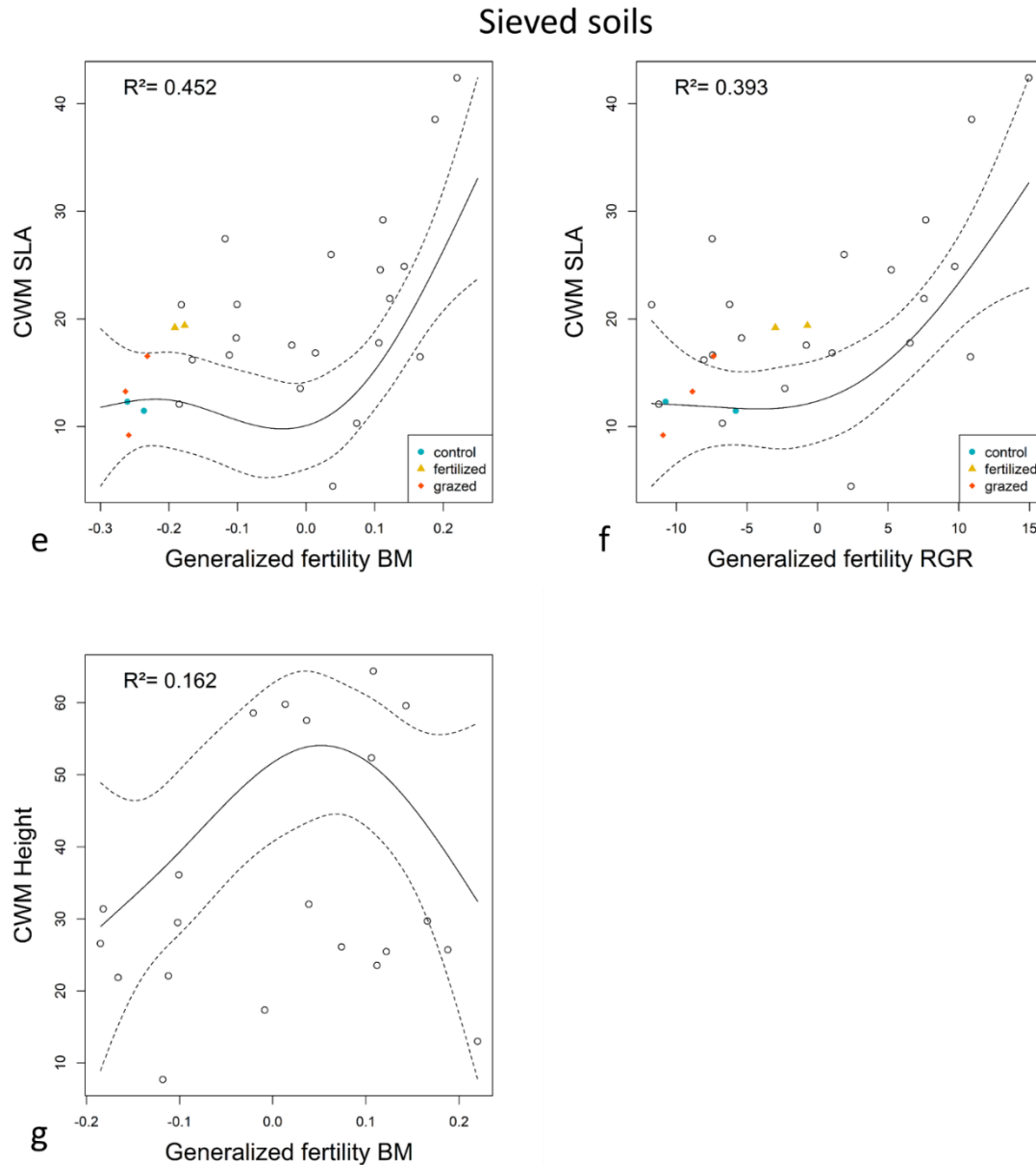
LDMC decreased and SLA increased with increasing generalized fertility. As a consequence, the S-score decreased and the R-score increased, with increasing generalized fertility. These relationships were all significantly nonlinear ( $p < 0.05$ ). LA did not show any significant relationship with the soil properties we used in this study. Vegetative height showed an unexpected relationship with generalized fertility, being highest at intermediate values. To test if this decrease in vegetative height at the highest  $F_G$  values was due to an increase in disturbance, we also included the community-weighted proportion of perennials in the generalized additive model. The original nonlinear relationship disappeared, and the resulting model showed a linearly increasing relationship for height, although this linear relationship did not reach statistical significance ( $p = 0.07$ ). Few of the nutrient flux measures (N, P or K) or the soil organic matter content showed strong relationships with any of the vegetation attributes (Table 4.3).



**Figure 4.1A: Relationships between fertility measures and functional traits.**

Generalized additive models using cubic regression splines and a smoothing factor  $k = 6$  were used to study the relationships between  $F_G$  calculated using final BM in sieved soil and the community-weighted means of S and R-scores (a,b), leaf dry matter content (c), specific leaf area (e) and height (g) and  $F_G$  calculated using RGR in sieved soil and the community-weighted means of leaf dry matter content (d) and specific leaf area (f) of 21 sites in Québec. The red points on SLA and LDMC plots represent 7 sites of the south of France.





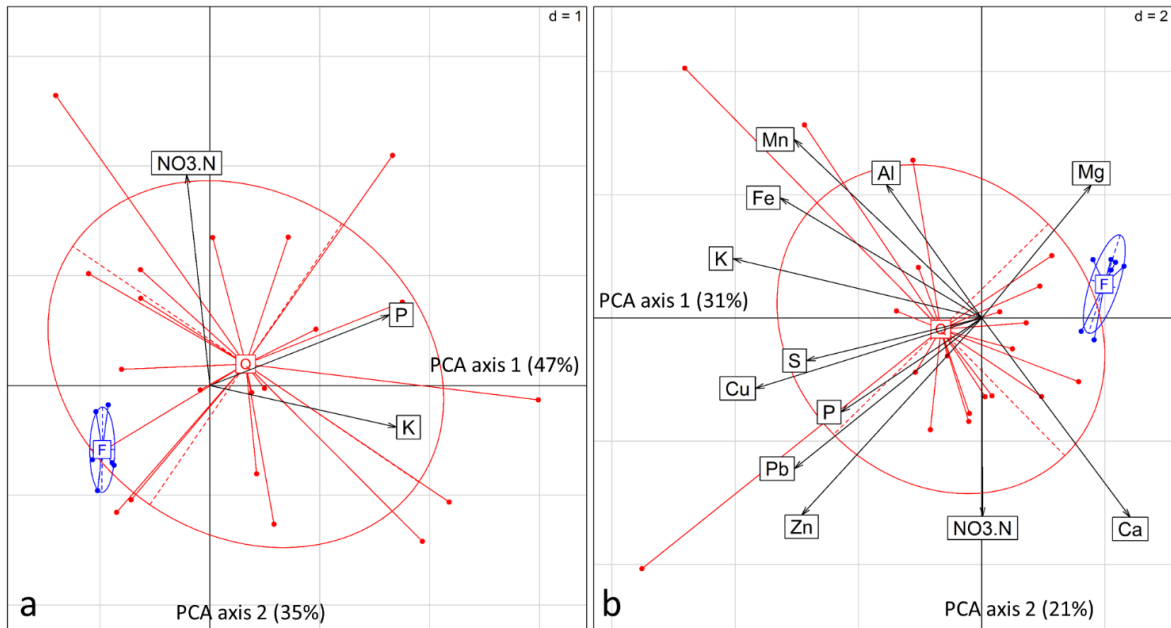
**Figure 4.1B : Relationships between fertility measures and functional traits.**

*Generalized additive models using cubic regression splines and a smoothing factor  $k = 6$  were used to study the relationships between  $F_G$  calculated using final BM in sieved soil and the community-weighted means of  $S$  and  $R$ -scores (a,b), leaf dry matter content (c), specific leaf area (e) and height (g) and  $F_G$  calculated using RGR in sieved soil and the community-weighted means of leaf dry matter content (d) and specific leaf area (f) of 21 sites in Québec. The red points on SLA and LDMC plots represent 7 sites of the south of France.*

## 5.2. Generality of these trait – fertility relationships

We used the measures of RGR and final BM of our phytometers grown in the La Fage soils, and the equations previously published by Daou & Shipley (2019b), to predict  $F_G$  values for these La Fage soils. The least fertile soils at La Fage (“control”, *i.e.* non-fertilized and non-grazed) had an  $F_G$  (RGR sieved) of between -10 and -5, *i.e.* a generalized fertility equal to the least fertile Quebec soils. The non-fertilized but grazed soils had an  $F_G$  in the same range as the controls. The fertilized and grazed La Fage soils had an  $F_G$  between -3 and 0, which was still less than the average Quebec soil. We then projected these estimates of generalized soil fertility, along with their associated community-weighted traits, onto our previously derived relationships obtained from the Quebec data. These are the coloured points in Figure 4.1 with the three colours indicating the three experimental treatments. Visual inspection of these figures shows that the trait – soil fertility relationship of the French data falls well within the scatter of the Quebec data. We then refit our generalized additive models, including both data together, and introducing a factor variable indicating the origin of the data (Quebec/France). There was no statistical difference between the Quebec and French data for either LDMC or SLA using  $F_G$  BM sieved ( $p = 0.25$  and  $p = 0.85$  respectively) or  $F_G$  RGR sieved ( $p = 0.57$  and  $p = 0.47$ ).

The first two axes of the PCA using the NPK fluxes explained 82% of the total variance (Fig. 4.2).



**Figure 4.2 : Principal component analysis of the 21 soils of Québec (Q) and 7 soils of La Fage, France (F) according to their fluxes of ions.**

(a) nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ), phosphorus (P), potassium (K); or (b)  $\text{NO}_3^-$ , P, K, calcium (Ca), magnesium (Mg), manganese (Mn), iron (Fe), zinc (Zn), copper (Cu), sulfur (S), lead (Pb) and aluminum (Al).

All of the soils from La Fage, including those from the fertilized sites had, on average, N, P and K values found in the least fertile Quebec soils. The PCA using all 12 ions showed that the soils from La Fage further differed from the Quebec soils in having much higher Mg and Ca contents.

## 6. Discussion

Are there quantitative relationships between certain community-weighted trait values (LDMC, SLA, plant height and Grime's CSR strategy scores) and soil fertility (the inverse of stress) that are generalizable across different species assemblages and geographical areas? Because this is a foundational claim that has never been properly and critically tested, it is

an important weakness of plant functional ecology. Certainly, the *qualitative* trait – fertility relationships upon which this foundational claim is based are already well established. Several authors (Craine *et al.*, 2001; Pontes *et al.*, 2007; Ordoñez *et al.*, 2009; Hodgson *et al.*, 2011; Ordonez et Olff 2013; Jager *et al.*, 2015; Laughlin *et al.*, 2015; Maire *et al.*, 2015; Louault *et al.*, 2017) has shown that SLA increases, and LDMC decreases, with increasing levels of soil fertility, and our results agree with these qualitative claims. Studies using more indirect measures of soil fertility, like Ellenberg N numbers (Shipley *et al.*, 2017), have found the same trends. As well, our S scores decreased, and our R score increased, with increasing levels of soil fertility, as Grime originally claimed (1977) and which have now been experimentally demonstrated (Li and Shipley, 2017). However, the foundational claim is more than simply a qualitative one: if true, one should be able to quantitatively predict the trait values given the soil fertility in independent data and this requires quantitative trait – fertility relationships. If we are ever able to quantitatively predict community assembly and structure from environmental data via models like CATS (Shipley *et al.*, 2006; Shipley, 2010; Warton, 2015) or TRAITSPACE (Laughlin and Laughlin, 2013), it is essential that such quantitative trait – environment relationships be demonstrated and generalized.

In this study we found quantitative, but often nonlinear, relationships between the community-weighted values of our traits and generalized fertility in the Quebec data. Significantly, independent data from a completely different geographical and climatic region, and with an entirely different taxonomic composition, largely agreed with these relationships. Note that both LDMC and SLA had nonlinear relationships with  $F_G$ . Neither changed much as  $F_G$  increased from -10 to 0, and both changed rapidly afterwards. If we had used only those sites whose fertility varied from very infertile to moderately infertile then we would have found no relationships. If we had used only those sites whose fertility varied from moderately to very fertile, we would have found strong relationships. Although the differences between studies in the strength of trait – environment relationships could be partly due to such nonlinearities, it would be impossible to know this without a quantification of soil fertility that is comparable across geographical regions. In fact, it would have been impossible to quantitatively compare the La Fage sites to this range of soil fertility, and thus to know that the trait values from these sites did show the same quantitative patterns. This is because the

measures of  $\text{NO}_3^-$ , P and K fluxes and soil organic matter did not have strong relationships to the traits. In particular, the use of the potential causes of soil fertility (our measures of N, P and K flux, and the MO content) were poorly correlated to our CWM traits even though previous authors had expected them to vary with soil fertility (Craine *et al.*, 2001; Ordoñez *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2012; Jager *et al.*, 2015). In the absence of experimental additions of specific soil nutrients, it is impossible to know which soil nutrients, or combinations of soil nutrients, actually limit plant productivity in either the Quebec or La Fage sites. It is possible (perhaps likely) that different nutrients were limiting in different sites, and even that different species in the same site might be limited by different nutrients since the ecosystem productivity is, at a global scale, not limited by the same nutrients (Fay *et al.*, 2015). Also, individual plants may have different nutrient limitation as they age, and they may have different response to nutrient addition depending the soil they are grown in (Brewster *et al.*, 1976; Chapin III *et al.*, 1986). Because such nutrient addition experiments are time-consuming and not always permissible, such knowledge concerning limiting nutrients is lacking in most ecological studies. Looking at the three major soil macronutrients (N, P, K), it was clear that the La Fage sites had very low fluxes of these nutrients relative to the Quebec soils, but the La Fage sites also had higher fluxes of Mg and Ca. By focusing on plant growth in these soils under controlled conditions, rather than fluxes of limiting nutrients, we could still provide quantitative comparisons of soil “fertility” across these soils in the absence of knowledge concerning limiting nutrients.

However, not all measures of soil “fertility” were equally useful (Table 4.3). The measures of generalized fertility obtained from the sieved soil were always superior to those obtained from intact soil cores. It is not clear to us why this is the case and so merits more study. When comparing the sieved soils, the  $F_G$  values obtained using  $\ln(\text{biomass})$  at a single harvest or using RGR over two harvests were very similar, but not identical. As seen in Figure 4.1, the La Fage sites were at, or slightly below, the values of the least fertile Quebec soils. The “fertilized” La Fage sites were equal to the least fertile Quebec soils when using a single harvest. When using RGR, the least fertile “control” La Fage sites were almost exactly equivalent to the least fertile Quebec soils and the “fertilized” La Fage sites were almost equal to the average Quebec soil. Which measure, a single harvest or RGR over two harvests,

is a better indicator of soil fertility? On the one hand, the measure based on a single final aboveground biomass almost always explained a bit more of the variance in the community-weighted traits than RGR. Furthermore, this measure of  $F_G$  also requires only half of the number of pots, and so has a methodological advantage. However, the differences between the two measures of  $F_G$  (single harvest or RGR) are too small relative to the precision of our data for us to make a clear recommendation. Further research is required.

The measured correlations between our traits and the potential causes of soil fertility in our study were lower than those reported by others; our highest values were from soil nitrate flux vs. the S and R scores ( $r^2=0.17$ ), which were much lower than when soil fertility was measured via  $F_G$  ( $r^2=0.48$ ). Pontes *et al.* (2007) reported a correlation between N supply and LDMC of 0.054 and 0.015 with SLA. Ordoñez *et al.* (2009) reported that C:N could explain up to 32-34 % of SLA variation among sites. Liu *et al.* (2012) reported Pearson correlation  $r$  coefficients between SLA and the two principal axes of a PCA of 13 soil nutrients between -0.22 and 0.30 and no correlation for maximum height. Maire *et al.* (2015) reported a correlation of 0.06 and 0.04 between SLA and respectively the soil pH and the soil organic C. One possible explanation is that the correlations based on soil nutrient levels that were reported in these other studies were based on a greater ranges of variation in these nutrient fluxes than in our Quebec data, although it is impossible to know this with confidence because the methods of measurement of each of these other studies differed (see above and Tab. 4.1, 4.2). If this explanation is correct then it suggests that these other studies have underestimated the strength of the trait – fertility relationships due to the way that they estimated soil fertility, which was an explanation suggested by (Ordoñez *et al.*, 2010). This emphasizes the advantage of using an integrated measure of soil “fertility” that reflects the actual plant responses to different soils, especially when extrapolating across very different geographical regions, rather than concentrating on the complex interactions between the soil properties that potentially cause differences in soil fertility and that likely vary in space and time.

### *Predictive ability and generality of trait – soil fertility relationships*

Using the  $F_G$  developed from the sieved soils and final aboveground phytometer biomass, we explained a substantial amount of the variance in two key traits (SLA, LDMC) expected to vary predictably with soil fertility, using the Quebec data.  $F_G$  explained 36% of the variance in community-weighted LDMC, which decreased with increasing soil fertility, and explained 45% of the variance in community-weighted SLA, which increased with increasing soil fertility. When we projected the independent data from La Fage (France), the points fell well within the residual scatter of the Quebec data. Thus, these two trait – soil fertility relationships that were developed for the Quebec data were not only moderately predictive but also generalizable to a completely different geographical and climatic region, containing a completely different set of species. We note that the LDMC values (but not the SLA values) found in the two “fertilized” La Fage sites do appear to fall below the range of values found in the Quebec sites at the measured level of  $F_G$ . Despite this visual impression, there was no statistical difference between the two data sets. Such results are encouraging but can only be considered preliminary since this comparison is based on only seven sites within one small region of France. We encourage researchers to build on these quantitative comparisons in many different geographical regions, especially in areas with unusual soils like the old P-deficient *kwongan* soils of Southwestern Australia or the *campo rupestre* soils of Brazil.

The relationship between  $F_G$  and plant height was not what we expected given the existing literature. It was more weakly related to  $F_G$  ( $R^2 = 0.16$ ), and it showed a nonlinear relationship in which height increased with increasing soil fertility up to an  $F_G$  value of 0 and then decreased. We don't have a convincing explanation for this discrepancy. Since reduction in height may be a response to increasing herbivory (Westoby 1999; Cingolani *et al.*, 2005) or other forms of biomass destruction, we included the proportion of perennial species as an additional predictor. We did this assuming that more disturbed vegetation would have a higher number of annual plants. Certainly, the R scores did increase rapidly at the highest values of  $F_G$  and these R (ruderal) scores should increase only when both fertility and disturbance increase together since both very stressed and very disturbed environments are not viable (Grime, 1977). Indeed, the community-weighted height did increase linearly with

increasing  $F_G$  once this proxy for recent disturbances was introduced in the regression, but the proportion of the variance explained by  $F_G$  remained low ( $R^2 = 0.074$ ). Using the Quebec data, we explained 48% and 45% of Grime's S and R scores, respectively and both scores changed as expected, with S decreasing and R increasing with increasing soil fertility. This is consistent with Craine *et al.* (2001) who observed a decrease in abundance of high LDMC species as the soil fertility and the disturbance increased. This is also consistent with Fujita *et al.* (2013) that showed that, at the species level, the S-score decreased significantly with increasing availability of nutrients. This is also consistent with the experimental evidence of Li & Shipley (2017). Grime's C score did not show any significant change with  $F_G$  in our data but this score was almost constant across our sites. Since these CSR scores, using Pierce's (2017) method, are defined by PCA axes based on LDMC, SLA and leaf area, and since the C score is primarily determined by differences in leaf area, these results simply reflect the underlying relationships involving LDMC and SLA, but do suggest that these S and R scores should be generalizable with respect to soil fertility. Our results therefore support Grime's original claim there exist quantitative relationships between typical (*i.e.* community-weighted) trait values and soil fertility (the inverse of soil stress) that are generalizable across species assemblages and geographical areas, but with the added complication that these quantitative relationships can be strongly nonlinear.

This paper is just a first attempt to quantify the relationships between functional traits and a generalized gradient of soil fertility that applies at the scale of communities. It would certainly be possible to (i) improve the measurement model of generalized fertility by using more or other indicator species having stronger responses to  $F_G$  and (ii) quantify the relationships involving other functional traits that could be expected to vary with a gradient of soil fertility.



## 7. Acknowledgements

This research was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada. We thank the CNRS for their welcome in Montpellier. We thank Didier Labarre and Xavier Lamontagne for help in the experimental setup. We thank Virginie Pons for her help in laboratory analysis.

## 8. References

- Abbott, L. K., Murphy, D. V., 2007. Soil Biological Fertility: A Key to Sustainable Land Use in Agriculture. Springer. 267p.
- Alvim, P.T., 1974. Um novo sistema de representac o grafica da fertilidade de solos para cacau. *Cacau Atualidades* 11:2–6.
- Bardgett, R. D., Lovell, R. D., Hobbs, P. J., Jarvis, S. C., 1999. Seasonal changes in soil microbial communities along a fertility gradient of temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 31:1021–1030.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67:1–48.
- Ben-Dor, E., and A. Banin. 1989. Determination of organic matter content in arid-zone soils using a simple “loss-on-ignition” method. *Communications in Soil Science and plant Analysis* 20:15–16.
- Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., Garnier, E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100:1422–1433.
- Brewster, J. L., Bhat, K. K. S., Nye, P. H., 1976. The possibility of predicting solute uptake and plant growth response from independently measured soil and plant characteristics. V. The growth and phosphorus uptake of rape in soil at a range of phosphorus concentrations and a comparison of results with the predictions of a simulation model. *Plant and Soil* 44:295–328.

Chapin III, F. S., 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233–260.

Chapin III, F. S., Vitousek, P. M., & Van Cleve, K. 1986. The Nature of Nutrient Limitation in Plant Communities. *The American Naturalist*, 127:48–58.

Chapin III, F. S., Autumn, K., Pugnaire, F., 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 141:S78–S92.

Cingolani, A. M., Posse, G., Collantes, M. B., 2005. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42:50–59.

Clay, D., Reardon, T., Kangasniemi, J., 1998. Sustainable Intensification in the Highland Tropics: Rwandan Farmer's Investments in Land Conservation and Soil Fertility. *Economic Development and Cultural Change* 46:351–377.

Craine, J. M., Froehle, J., Tilman, D. G., Wedin D. A., Chapin III F. S., 2001. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *OIKOS* 93:274–285.

Danger, M., Daufresne, T., Lucas, F., Pissard, S., Lacroix, G., 2008. Does Liebig's law of the minimum scale up from species to communities? *Oikos* 117:1741–1751.

Daou, L. and Shipley. B., 2019a. The measurement and quantification of generalized gradients of soil fertility relevant to plant community ecology. *Ecology* 100(1):e02549. 10.1002/ecy.2549

Daou, L. and Shipley. B. 2019b. Simplifying the protocol for the quantification of generalized soil fertility gradients in plant community ecology. submitted

Diacono, M., Montemurro, F., 2010. Long-term effects of organic amendments on soil fertility. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 30:401–422.

Dray, S., Dufour, A. B., 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22:1–20.

Fay, F. A., Prober, S. M., Harpole, W. S., Knops, J. M. H., Bakker, J. D., Borer, E. T., Lind, E. M., MacDougall, S. A., Seabloom, E. W., Wragg, P. D., Adler, P. B., Blumenthal, D. M., Buckley, Y. M., Chu, C., Cleland, E. E., Collins, S. L., Davies, K. F., Du, G., Feng, X., Firn, J., Gruner, D. S., Hagenah, N., Hautier, Y., Heckman, R. W., Jin, V. L., Kirkman, K. P., Klein, J., Ladwig, L. M., Li, Q., McCulley, R. L., Melbourne, B. A., Mitchell, C. E., Moore, J. L., Morgan, J. W., Risch, A. C., Schütz, M., Stevens, C. J., Wedin, D. A., and Yang, L. H., 2015. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants* 1:1–5.

Franzluebbers, A. J., 2002. Water infiltration and soil structure related to organic matter and its stratification with depth. *Soil and Tillage Research* 66:197–205.

Fujita, Y., van Bodegom, P. M., Witte, J.-P., 2013. Relationships between Nutrient-Related Plant Traits and Combinations of Soil N and P Fertility Measures. *PLoS ONE* 8(12): e83735. doi:10.1371/journal.pone.0083735

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688–695.

Gelman, A., Su, Y.-S., Yajima, M., Hill, J., Pittau, M. G., Kerman, J., Zheng, T., Dorie, V., 2007. Functions to accompany A. Gelman and J. Hill, *Data Analysis Using Regression and Multilevel/hierarchical Models*, Cambridge University Press, 2007.

Goodland, R., Pollard, R., 1973. The Brazilian Cerrado Vegetation: A fertility gradient. *Journal of Ecology* 61:219–224.

Grime, J. P. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242:344–7.

Grime, J. P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250:26–31.

Grime, J. P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111:1169–1194.

Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, New York, New York, USA. 222p.

Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J. G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I. H., Hendry, G. A. F., Ashenden, T. W., Askew, A. P., Band, S. R., Booth, R. E., Bossard, C. C., Campbell, B. D., Cooper, J. E. L., Davison, A. W., Gupta, P. L., Hall, W., Hand, D. W., Hannah, M. A., Hillier, S. H., Hodgkinson, D. J., Jalili, A., Liu, Z., Mackey, J. M.L., Matthews, N., Mowforth, M. A., Neal, A. M., Reader, R. J., Reiling, K., Ross-Fraser, W., Spencer, R. E., Sutton, F., Tasker, D. E., Thorpe, P. C., Whitehouse, M.J., 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos* 79:259–281.

Grime, J. P., 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties* (2nd edition). John Wiley & Sons, Chichester. 456p.

Grime, J. P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17:255–260.

- Hattori, T., 1988. Soil aggregates in microhabitats of microorganisms. Reports of the Institute for Agricultural Research, Tohoku University 37:23–36.
- Henry, M., Stevens, H., Carson, W. P., 1999. Plant density determines species richness along an experimental fertility gradient. *Ecology* 80:455–465.
- Hodgson, J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P., Thompson, K., 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85:282–294.
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B. E. L., Cornelissen, J. H. C., Bogard, S. R. Band A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Pérez-Rontomé, M. C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., de Torres Espuny, L., Royo Pla, F., 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany* 108:1337–1345.
- Jager, M. M., Richardson, S. J., Bellingham, P. J., Clearwater, M. J., Laughlin, D. C., 2015. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. *Journal of Ecology* 103:374–385.
- Laughlin, D. C., Richardson, S. J., Wright, E. F., Bellingham, P. J., 2015. Environmental Filtering and Positive Plant Litter Feedback Simultaneously Explain Correlations Between Leaf Traits and Soil Fertility. *Ecosystems* 18:1269–1280.
- Li, Y., Shipley, B., 2017. An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method. *PLoS ONE* 12(4): e0175404.
- Liu, X., Swenson, N. G., Wright, J. S., Zhang, L., Song, K., Du, Y., Zhang, J., Mi, X., Ren, H., Ma, K., 2012. Covariation in Plant Functional Traits and Soil Fertility within Two Species-Rich Forests. *PLoS ONE* 7(4).
- Louault, F., Pottier, J., Note, P., Vile, D., Soussana, J.-F., Carrère, P., 2017. Complex plant community responses to modifications of disturbance and nutrient availability in productive permanent grasslands. *Journal of Vegetation Science* 28:538–549.
- Mader, P., Fließbach, A., Dubois, D., Gunst, L., Fried, P., Niggli, U., 2002. Soil Fertility and Biodiversity in Organic Farming. *Science* 296:1694–1697.
- Maire, V., Wright, I. J., Prentice, I. C., Batjes, N. H., Bhaskar, R., Van Bodegom, P. M., Cornwell, W. K., Ellsworth, D., Niinemets, U., Ordóñez, A., Reich, P. B., Santiago, L. S., 2015. Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography* 24:706–717.
- Mayfield, M. M., Levine, J. M., 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology letters* 13:1085–1093.

Moran, E. F., Brondizio, E. S., Tucker, J. M., da Silva-Forsberg, M. C., McCracken S., Falesi, I., 2000. Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazonia. *Forest Ecology and Management* 139:93–108.

Ordoñez, J. C., van Bodegom P. M., Witte, J. M., Wright, I. J., Reich, P. B., Aerts, R., 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18:137–149.

Ordoñez, J. C., van Bodegom P. M., Witte, J. M., Bartholomeus, R. P., van Hal, J. R., Aerts, R., 2010. Plant Strategies in Relation to Resource Supply in Mesic to Wet Environments: Does Theory Mirror Nature. *The American Naturalist* 175:225–239.

Ordóñez, A. and Olff, H. (2013) Do alien plant species profit more from high resource supply than natives? A trait-based analysis. *Global Ecology and Biogeography* 11:648–658.

Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E. L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B., Wright, S. J., Soudzilovskaia, N. A., Onipchenko, V. G., van Bodegom, P. M., Frenette-Dussault, C., Weiher, E., Pinho, B. X., Cornelissen, J. H. C., Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Wilson, P. J., Buffa, G., Nyakunga, O. C., Reich, P. B., Caccianiga, M., Mangili, F., Ceriani, R. M., Luzzaro, A., Brusa, G., Siefert, A., Barbarosa, N. P. U., Chapin III, F. S., Cornwell, W. K., Fang, J., Fernandes, G. W., Garnier, E., Le Stradic, S., Peñuelas, J., Melo, F. P. L., Slaviero, A., Tabarelli, M., Tampucci, D., 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31:444–457.

Pontes, L. Da S., Soussana, J.-F., Louault, F., Andueza, D., Carrère, P., 2007. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* 21:844–853.

R Development Core Team R: a Language and Environment for Statistical Computing 3-900051-07-0, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (2013) <http://www.R-project.org/>

Rillig, M. C., Mummey, D. L., 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New phytologist* 171:41–53.

Rosseel, Y., 2012. lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling. *Journal of Statistical Software* 48:1–36. URL <http://www.jstatsoft.org/v48/i02/>.

Sanchez, P.A., Shepherd, K. D., Soule, M. J., Place, F. M., Buresh, R. J., Izac, A.-M. N., Mkwunye, A. U., Kwesiga, F. R., Ndiritu, C. G., Woomer, P. L., 1997. Book : Replenishing Soil Fertility in Africa. Soil Science Society of America special publication 51:1–46.

Six, J., Feller, C., Denef, K., Ogle, S., de Moraes Sa, J. C., Albrecht, A., 2002. Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils – Effects of no-tillage. *Agronomie, EDP Sciences*, 22:755–775.

Shipley, B., Vile, D., Garnier, E., 2006. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314:812–814.

Shipley, B. 2010. From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities. Cambridge Univ. Press, Cambridge UK.

Shipley, B. 2016. Cause and correlation in biology: A user's guide to path analysis, structural equations, and causal inference. Cambridge University Press.

Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, E., Laughlin, D. C., Reich, P. B., 2016. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180:923–931.

Shipley, B., Belluau, M., Kühn, I., Soudzilovskaia, N. A., Bahn, M., Penuelas, J., Kattge, J., Sack, L., Cavender-Bares, J., Ozinga, W. A., Blonder, B., van Bodegom, P. M., Manning, P., Hickler, T., Sosinski, E., De Patta Pillar, V., Onipchenko, V., Poschlod, P., 2017. Predicting habitat affinities of plant species using commonly measured functional traits. *Journal of Vegetation Science* 28:1085–1095.

Sonnier, G., Shipley, B., Navas, M.-L., 2010. Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science* 21:1014–1024.

Tilman, D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press.

Tilman, D., Wedin, D., 1991. Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology* 72(2):685–700.

Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., Befort, B. L., 2011. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. PNAS 108 no. 50:20260–20264.

Treseder, K. K., Vitousek, P. M., 2000. Potential ecosystem-level effects of genetic variation among populations of *Metrosideros polymorpha* from a soil fertility gradient in Hawaii. *Oecologia* 126:266–275.

Vesterdal, L., Raulund-Rasmussen, K., 1998. Forest floor chemistry under seven tree species along a soil fertility gradient. *Canadian Journal for Forest Research* 28:1636–1647.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.

Vile, D., Shipley, B., Garnier, E., 2006. Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology letters* 9:1061–1067.

Vitousek, P.M., Aplet, G., Turner, D and Lockwood, J.J., 1992. The Mauna Loa environmental matrix: foliar and soil nutrients. *Oecologia*, 89:372–382.

Warton, D. I., B. Shipley, and T. Hastie. 2015. CATS regression – a model-based approach to study trait-based community assembly. *Methods in Ecology and Evolution* 6:389–398.

Westoby, M. (1999) The LHS strategy scheme in relation to grazing and fire. *proceedings of the VIth International Rangeland Congress* (eds D. Eldridge & D. Freudenberger), pp. 893–896. Australian Rangeland Society, Queensland, Australia.

Wood, S.N., Pya, N. and Saefken, B., 2016. Smoothing parameter and model selection for general smooth models. *Journal of the American Statistical Association* 111, 1548-1575 <http://dx.doi.org/10.1080/01621459.2016.1180986>

Wood, S.N. 2017. *Generalized additive models. An introduction with R*, 2nd edition. CRS Press, NY.

## CHAPITRE 5

### DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

#### 1. Contexte et résultats principaux

Pendant ce doctorat, mon objectif principal est de tester les relations entre les traits fonctionnels agrégés et la fertilité généralisée ( $F_G$ ) du sol qui s'applique à l'échelle d'une communauté végétale. Nous avons vu dans les chapitres précédents que nous avons rempli cet objectif. Dans le chapitre 2 (Daou et Shipley, 2019), nous avons d'abord développé une méthode afin de mesurer la fertilité du sol d'une manière comparable d'un endroit à un autre. Pour développer ce modèle, nous avons mesuré les vitesses spécifiques de croissance (RGR) de quatre espèces indicatrices ou phytomètres (Grime, 2001) (*Festuca rubra*, *Trifolium pratense*, *Triticum Aestivum* et *Arabidopsis Thaliana*) qui ont poussé dans 76 sols du sud du Québec. Puis nous avons utilisé les équations structurelles et la notion de modèle de mesure de variable latente (Bollen, 1989 ; Grace, 2006 ; Shipley, 2016) appliquée aux vitesses spécifiques de croissance (RGR) des phytomètres. Les résultats montrent que les RGR des phytomètres sont corrélées et que le modèle de mesure de variable latente s'ajuste très bien aux données ( $P = 0.949$ ). Il a permis de générer l'équation de prédiction qui prédit la variable latente, c'est-à-dire la caractéristique du sol qui induit la réponse commune entre nos phytomètres. Nous avons appelé cette variable la « fertilité généralisée du sol », ou  $F_G$ . Ces mesures de  $F_G$  dépendent uniquement de la réponse des plantes (*i.e.* RGR) et sont donc comparables d'un endroit à un autre même si les caractéristiques du sol, et donc les causes potentielles de la fertilité, peuvent être différentes. Dans un deuxième temps, nous avons développé le modèle du sol. C'est-à-dire que nous avons cherché à identifier quelles étaient, localement, les caractéristiques du sol qui causaient les valeurs de  $F_G$  quantifiées précédemment. Les causes directes étaient le nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ), le phosphore (P) et le potassium (K) et les causes indirectes étaient la capacité de rétention d'eau (WHC), la texture et la teneur en MO. Finalement, nous sommes retournés sur les mêmes sites pour prélever des



échantillons de sol de plus grande taille et nous les avons fait pousser ensemble, sur le campus de l'Université, dans le but d'avoir les mesures de production de biomasse des communautés naturelles lorsqu'elles poussent dans les mêmes conditions environnementales. Ces mesures sont relativement bien corrélées avec nos mesures de fertilité généralisée ( $R^2 = 0.423$ ), ce qui est plus haut qu'avec n'importe quelle autre variable mesurée dans cette étude.

Par la suite dans le chapitre 3, nous avons cherché à améliorer le protocole utilisé précédemment en développant trois autres méthodes. Nous avons mesuré la fertilité généralisée dans 26 sites en utilisant une seule mesure de biomasse au lieu de la RGR, en utilisant des sols tamisés au lieu de sols intacts et une combinaison de ces deux modalités, en utilisant une seule mesure de biomasse dans des sols tamisés. Les résultats montrent que pour les quatre modèles, les réponses des phytomètres sont positivement corrélées et permettent de faire des mesures de la fertilité généralisée qui sont de même qualité. Ces mesures sont exprimées dans des unités différentes, mais sont relativement corrélées entre elles ( $R^2 \approx 0.99$  entre RGR et BM et  $R^2 \approx 0.68$  entre sols intacts et sols tamisés). De plus, l'utilisation des équations de prédiction permet de prédire des valeurs de  $F_G$  qui restent fortement corrélées entre les différentes méthodes ( $R^2 \approx 0.97$ ). Ces méthodes sont plus simples à mettre en place que la première méthode et semblent donner des résultats de même qualité.

Finalement, dans le chapitre 4, nous avons mesuré dans 21 sites, les scores agrégés CSR selon le triangle de Grime (Pierce *et al.*, 2017), et les traits fonctionnels agrégés de teneur en matière sèche (LDMC), de surface spécifique foliaire (SLA) et de hauteur. Nous avons ensuite étudié les relations qui existent entre ces traits agrégés et nos mesures de fertilité généralisée réalisées avec les quatre méthodes du chapitre 3. Nous avons également mesuré la fertilité généralisée avec les quatre méthodes dans 7 sites du sud de la France et nous les avons comparées aux mesures de traits fonctionnels qui y avaient déjà été réalisées. Cela nous a permis de tester et quantifier, en France et au Québec, les relations qui existent entre les traits fonctionnels agrégés et la fertilité généralisée du sol qui s'exprime à l'échelle d'une communauté de plantes. Les résultats montrent que les mesures de traits fonctionnels sont

plus fortement corrélées à nos mesures de fertilité généralisée qu'aux autres variables étudiées (N, P, K, MO). De même que pour les scores agrégés CSR des sites selon le triangle de Grime (Pierce *et al.*, 2017). Les résultats montrent que ces relations ne sont pas linéaires, ce qui souligne l'importance de faire des études quantitatives des relations traits – fertilité plutôt que qualitatives.

Dans l'ensemble, les différentes méthodes étudiées dans ce doctorat peuvent toutes être utilisées pour prédire et quantifier les gradients de fertilité généralisée du sol. De plus, ces mesures de fertilité sont de meilleurs prédicteurs de la production de biomasse des communautés naturelles, des scores CSR agrégés et des traits fonctionnels agrégés de LDMC, SLA et hauteur que les autres variables. Ces méthodes nous ont permis de tester mathématiquement les hypothèses récurrentes en écologie des communautés selon lesquelles les traits fonctionnels agrégés vont montrer des relations systématiques avec un gradient de fertilité du sol auquel toutes les espèces répondent.

## **2. Modèle de mesure de la fertilité généralisée**

### *2.1. Modèle partie 1, mesure de $F_G$ indépendamment des caractéristiques du sol*

#### *Réponses des phytomètres positivement corrélées*

Dans les chapitres 2 et 3 nous avons développé une méthode afin de mesurer la fertilité généralisée du sol ( $F_G$ ), qui s'applique à l'échelle d'une communauté, indépendamment des caractéristiques du sol. Ce modèle de mesure repose sur le fait que les réponses de croissance des quatre espèces indicatrices ou phytomètres, sont corrélées entre elles. De plus, suivant notre définition de la fertilité, il est nécessaire que ces réponses soient dans le même sens. C'est une condition nécessaire à l'application de cette méthode pour quantifier la fertilité. En effet, si les réponses des plantes n'étaient pas positivement corrélées, alors cela voudrait dire qu'elles répondent à des variables du sol différentes. Dans ce cas, le modèle de mesure de variable latente que nous avons développé dans le chapitre 2 ne nous permettrait pas de

quantifier la fertilité généralisée du sol. Cela n'a pas été le cas, et dans tous les chapitres les réponses des phytomètres étaient positivement corrélées: dans le chapitre 2 (Daou et Shipley, 2019), où nous avons mesuré la RGR des quatre espèces dans 76 sols intacts; dans le chapitre 3, où nous avons mesuré la RGR et la biomasse finale dans 26 sols intacts ou sols tamisés; et dans le chapitre 4 où nous avons mesuré la RGR et la biomasse finale dans 7 sols intacts ou tamisés du sud de la France. Cette condition étant remplie, nous avons pu développer le modèle de mesure.

#### *Modèle de mesure de variable latente*

Le modèle de mesure de variable latente a été développé dans le chapitre 2 (Daou et Shipley, 2019) et dans le chapitre 3. Il n'a pas été possible de développer le modèle à partir des 7 sols du sud de la France par manque de puissance statistique. Les sites n'étaient pas suffisamment nombreux et également peu diversifiés en comparaison des sites du Québec (suivant les mesures de concentrations d'ions dans le sol réalisées avec les sondes PRS (simulatrices de racines de plantes ; plant root simulator)). Le modèle s'ajuste bien aux données (*e.g.*  $p = 0.95$  dans le chapitre 2 ;  $p = 0.93; 0.82; 0.12; 0.34$  dans le chapitre 3). Une  $p$ -value inférieure à 0.05 signifierait qu'il y a moins de 5% de chance que les données que nous avons mesurées aient été générées par le modèle causal que nous testons et dans ce cas il faudrait le rejeter. Ces  $p$ -values sont suffisamment élevées pour ne pas rejeter les modèles correspondants, et il est probable que nos données aient été générées suivant ces modèles. Cependant, ce n'est pas une certitude, car il y a toujours une probabilité plus ou moins grande suivant les cas, que les données n'aient pas été générées par ces modèles causaux (*i.e.* que la fertilité généralisée du sol cause la RGR ou BM des quatre phytomètres).

### *Fertilité généralisée*

Si ces modèles sont vrais, alors il existe une propriété latente du sol, unique, qui cause une réponse commune chez nos quatre phytomètres. On a appelé cette variable la fertilité généralisée du sol, car elle ne dépend que du sol et se manifeste par la réponse de croissance de différentes espèces de plantes. C'est une définition qui est cohérente avec les définitions de la fertilité qui sont les plus communément admises. (Bardget *et al.*, 1999; Wopereis *et al.*, 1999; Watson *et al.*, 2002; Smaling et Dixon, 2006; Abbot et Murphy, 2007; Reynolds et Haubensak, 2009; Diacono et Montemurro, 2010). Le modèle de mesure permet non seulement de tester s'il existe bien une variable latente du sol qui cause une réponse commune chez nos espèces de plantes, mais surtout, si c'est le cas, il permet également de la quantifier et de prédire ses valeurs. Si ce modèle est vrai, alors il permet de mesurer la fertilité généralisée qui s'applique à nos quatre phytomètres et donc potentiellement à l'ensemble des espèces d'une communauté de plantes, à condition bien sûr que ces quatre phytomètres soient représentatifs d'une communauté naturelle. Si c'est le cas, alors cette méthode pourrait probablement être utilisée pour quantifier les gradients de fertilité du sol tels que conceptualisés par Grime (1977) ou Ordoñez *et al.* (2009).

### *Gradient de fertilité du sol*

Un problème lié à la mesure du gradient de fertilité du sol vient du fait qu'il n'est pas bien défini (Austin, 1980) et qu'il n'y a pas non plus de consensus sur une manière de quantifier cette fertilité (Ordoñez *et al.*, 2009). De plus, comme nous l'avons vu dans le chapitre 1, les méthodes utilisées actuellement pour mesurer la fertilité du sol, qui s'intéressent aux causes et non pas directement à la fertilité, ne peuvent pas être utilisées à l'échelle multi spécifique d'une communauté de plantes. C'est pourquoi la théorie de Grime, qui provient de l'observation de patrons de corrélations entre des ensembles de traits, et dont les prédictions se vérifient régulièrement (*e.g.* Hobbie, 1992; Vitousek *et al.*, 1992; Aerts et Chapin III, 2000) n'a jamais pu être démontrée mathématiquement. Nous sommes dans le cas où les écologues ont fait des observations (patron de corrélations), les ont formulées (triangle de

Grime), mais ne les ont pas démontrées. Les écologues font donc le raccourci de la démonstration et l'admettent comme vraie. De là, ils utilisent la théorie pour faire des prédictions, qui se vérifient. Il serait donc très intéressant de pouvoir démontrer cette théorie afin de pouvoir l'appuyer sur des bases solides et pouvoir l'utiliser en toute confiance.

## *2.2 Modèle partie 2, relation $F_G$ – caractéristiques du sol*

### *De nombreux modèles du sol*

En admettant que la première partie de notre modèle soit vraie et nous permette de mesurer la fertilité généralisée indépendamment des caractéristiques du sol, on peut maintenant regarder quelles sont, parmi les caractéristiques du sol, les pilotes (*i.e.* les causes) de nos valeurs de fertilité. Pour cela, nous avons développé le modèle des caractéristiques du sol, qui permet de tester les relations causales entre ces variables et la fertilité généralisée, et également de voir quelle est la part de variance des mesures de  $F_G$  que ces caractéristiques du sol expliquent. Ce modèle a été choisi parmi une multitude de modèles différents, qui ont tous des nutriments ou des combinaisons de nutriments différents. En effet, cette étape nécessite un travail exploratoire, dans lequel on va comparer différentes combinaisons de caractéristiques du sol comme autant de causes de la fertilité du sol. Il existe virtuellement une infinité de différents modèles du sol que l'on peut tester. Parmi ceux-ci, tous les modèles dont la p-value globale est inférieure à 0.05 doivent être rejetés, de même que les modèles dont au moins une relation causale n'est pas significative. Les modèles restants ne peuvent pas être rejetés, car ils ont tous une probabilité plus ou moins haute que les données aient été générées par eux. En revanche, par souci de simplicité et de parcimonie, nous avons également rejeté les modèles dans lesquelles certaines variables apparaissaient plusieurs fois, avaient des relations causales ou des covariations libres avec de nombreuses variables ou bien avec une variable et la cause de cette variable. Cela nous laisse avec plusieurs modèles plus simples, pouvant tous être à l'origine de nos données. Finalement, nous avons également considéré les relations causales qui ont un sens écologique et rejeté les modèles dont les

relations n'étaient pas logiques. Par exemple, puisque les nutriments du sol sont transportés par l'eau, la capacité de rétention d'eau (WHC) du sol peut être une cause des concentrations en nutriment, mais pas l'inverse. De même, la WHC peut être causée par la texture du sol, ou la teneur en MO, mais la texture du sol ou la teneur en MO ne peuvent pas être causées par la WHC. Cependant, malgré tout ce processus éliminatoire, plusieurs modèles du sol vont pouvoir expliquer nos données, en particulier si on teste de très nombreux modèles différents.  $F_G$  est mesurée indépendamment des caractéristiques du sol, à partir de la réponse des plantes et du modèle de mesure de variable latente (partie 1 du modèle). Le modèle du sol (partie 2) peut donc être modifié sans affecter les mesures de  $F_G$  puisqu'elles sont mesurées indépendamment des caractéristiques du sol. D'ailleurs, le modèle du sol nécessiterait probablement d'être redéveloppée localement par les différents chercheurs puisque les caractéristiques du sol, et donc potentiellement les causes de la fertilité, peuvent être différentes d'un endroit à l'autre. Cette étape n'est pas obligatoire pour mesurer la fertilité et permet de savoir quelles sont localement les causes probables des mesures de fertilité généralisée. Le modèle des variables du sol permet de générer le modèle complet, qui relie les caractéristiques du sol à la fertilité généralisée, ainsi qu'aux réponses des plantes.

### *Modèle complet*

Si ce modèle est vrai ( $p = 0.39$ ) alors toute la part commune de variance de nos quatre phytomètres n'est causée que par une seule variable du sol, la fertilité généralisée. Cette fertilité généralisée est elle-même directement causée par l'azote (N), le phosphore (P) et le potassium (K), et indirectement par la teneur en MO, la capacité de rétention d'eau (WHC) et la texture. Ces variables n'expliquent pas la totalité des variations de  $F_G$ , ce qui veut dire qu'il y a d'autres attributs du sol qui affectent  $F_G$  et qu'ils n'ont pas été pris en compte dans ce modèle. Ce serait la première étude qui viendrait appuyer une démonstration de la relation causale entre les caractéristiques du sol et la fertilité généralisée et entre la fertilité généralisée et les réponses de croissance des plantes. De telles relations causales restent cohérentes avec de très nombreuses études dans lesquelles ces caractéristiques du sol vont

être considérées comme des proxies de la fertilité ou bien vont être directement reliées à elle (Tab. 1.2; 1.3). On a observé des relations traits – environnement, on les a formulées, mais on ne les a jamais démontrées. Une fois qu'on a démontré ces relations, et qu'on a démontré que N, P et K sont des causes de la fertilité généralisée, alors on peut directement utiliser N ou P et les relier aux traits fonctionnels. Puisque ce sont des causes partielles de la fertilité, on peut faire le raccourci et parler de relation fertilité – traits alors qu'en réalité ce sont des relations N ou P – traits. En revanche, tant qu'on n'a pas pu démontrer ces relations causales entre la fertilité généralisée et les caractéristiques du sol, il n'est pas très confortable d'appeler les relations entre ces variables et les traits fonctionnels des relations fertilité – traits.

Dans le chapitre 2, le modèle complet nous a permis de prédire 53.4% de la variance des valeurs de  $F_G$  prédites à partir du modèle de mesure. Il serait intéressant de pouvoir améliorer cette partie du modèle et son pouvoir prédictif; en particulier si on peut faire de bonnes prédictions des valeurs de  $F_G$  à partir du modèle du sol. Cela permettrait de pouvoir prédire  $F_G$  à partir des caractéristiques du sol, sans avoir besoin de mesurer les réponses des phytomètres. Cela serait plus simple, plus rapide et moins coûteux de prendre de petits échantillons de sol et de les analyser plutôt que de prendre de gros échantillons de sol afin d'y faire pousser tous les phytomètres, et mesurer leurs réponses de croissance. Cependant, cela nécessiterait au préalable de vérifier que le modèle du sol que nous utilisons peut être généralisé à grande échelle, ou tout du moins, peut être appliqué aux sols que nous testons.

Nous n'avons pas la certitude que le modèle complet soit vrai, en effet, il y a toujours une possibilité plus ou moins grande que nos données n'aient pas été générées par les modèles que nous avons testés. C'est pourquoi une étape très importante est de reproduire ces modèles, dans d'autres conditions, et avec d'autres espèces, afin de vérifier s'ils tiennent toujours ou si au contraire ils doivent être rejetés.

### **3. Test critique du modèle et amélioration**

#### *Reproductibilité du modèle*

Contrairement à une démonstration géométrique comme la démonstration d'Euclide, ou bien aux démonstrations par découpage de surface, qui démontrent parfaitement et sans l'ombre d'un doute le théorème de Pythagore, notre méthode ne permet pas de démontrer avec certitude l'existence de la fertilité du sol telle que la théorie de Grime la conçoit. En revanche, ce modèle nous permet d'être relativement confiants à propos de son existence. En effet, aucun modèle n'est rejeté, et surtout, suivant les situations, les probabilités sont relativement élevées que les données aient été générées suivant nos modèles. Mais il est nécessaire de redévelopper ce modèle dans d'autres études afin de vérifier sa reproductibilité et nous conforter dans les résultats selon lesquels la croissance des quatre phytomètres est causée par la fertilité généralisée et que celle-ci est elle-même causée par les caractéristiques du sol.

### *Nombre d'espèces*

En admettant que le modèle causal soit vrai et se vérifie dans toutes les situations avec nos quatre phytomètres, encore faut-il que ces quatre phytomètres soient représentatifs de l'ensemble des espèces d'une communauté végétale. C'est un point très important. En effet, nous avons vu dans le chapitre 1 que si les réponses des plantes ne sont pas positivement corrélées, alors cela veut dire que les plantes répondent à des variables du sol différentes. Dans ce cas nous n'aurions pas pu appliquer notre modèle. Nous avons vu que nos réponses de croissance étaient positivement corrélées dans tous les chapitres (2,3,4) et c'est pourquoi nous avons pu appliquer notre modèle et mesurer la fertilité généralisée. Cependant, nous ne pouvons pas être certains que les réponses de croissance des différentes espèces d'une communauté sont positivement corrélées à nos quatre phytomètres. Un test critique du modèle sera donc de changer les espèces indicatrices et également d'en rajouter. Une propriété des modèles latents est qu'en théorie, la précision de la mesure de la variable latente devrait augmenter quand on rajoute des variables indicatrices. Nous avons essayé de tester cela à Montpellier en ajoutant deux espèces originaires des sites, mais le manque de puissance statistique (7 sites, 6 espèces) nous a empêché de développer le modèle de mesure.



Cependant, un nouvel étudiant de mon directeur de thèse, Xavier Lamontagne, qui a déjà travaillé avec moi sur le terrain auparavant, va continuer ce projet en testant le modèle avec 26 sites et 9 espèces. Il va tester (i) si les réponses des neuf espèces sont positivement corrélées, (ii) si le modèle fonctionne, et (iii) si la précision des mesures de  $F_G$  augmente lorsque l'on augmente le nombre d'espèces indicatrices.

### *Choix des espèces*

Également, un autre test va consister à utiliser des espèces ayant des écologies variées. Les quatre espèces de phytomètre ont été choisies pour ces raisons. *F. rubra* est une graminée mycorhizée et pérenne de jour long qui domine dans les prairies infertiles. *T. pratense* est une fabacée pérenne de jour court et à croissance rapide avec des nodules racinaires contenant des *Rhizobia* qui peuvent fixer l'azote. *T. aestivum* est une graminée cultivée de jour court, mycorhizée et annuelle, à croissance rapide, et qui a été sélectionnée pour des sols agricoles à haute fertilité. *A. thaliana* est une brassicacée annuelle de jour long sans mycorhizes et à croissance rapide. Toutes ces quatre espèces sont capables d'utiliser le nitrate et l'ammonium comme source d'azote (Cramer et Lewis, 1993; Näsholm *et al.*, 2000; Streeter *et al.*, 2000; Sarasketa, 2014). Il serait intéressant de voir à quel point on peut utiliser des espèces écologiquement différentes.

### *Taille et vitesse de croissance spécifique des phytomètres*

De façon empirique, nous avons remarqué (*e.g.* chapitre 2, page 47) que l'imprécision des mesures de production de biomasse (RGR et BM) était plus grande pour les phytomètres de petite taille *F. rubra* et *A. thaliana* en comparaison de *T. pretense* et *T. aestivum* (34%, 16.5%, 13% et 10% respectivement), en effet, malgré l'utilisation de balance de haute précision (0.0001 g), l'imprécision autour des mesures de biomasse des plantes de petite taille était relativement élevée. Aussi la variance expliquée par la fertilité généralisée était également plus faible (29.5%, 27.5%, 58%, 75% respectivement) tandis que la variance expliquée par la fertilité spécifique ( $F_s$ ) était plus grande pour *F. rubra* et *A. thaliana* que pour *T. pretense* et *T. aestivum* (36.5%, 56%, 29%, 15%). De façon empirique, il semble y avoir un lien entre la taille du phytomètre, sa vitesse de croissance et la précision des mesures. En effet, les erreurs de mesure sont plus grandes pour les espèces de petite taille (*F. rubra* et *A. thaliana*), en particulier pour *F. rubra* dont la vitesse de croissance est la plus faible des quatre espèces. Cela semble logique dans la mesure où il est plus difficile de détecter un changement chez une plante de petite taille, en particulier si sa croissance est lente en comparaison d'une plante de grande taille à croissance rapide dont le moindre changement sera beaucoup plus facilement observable et donc détectable. Il serait intéressant de vérifier si d'autres espèces de petite taille, dont la vitesse de croissance est lente, répondent de la même façon. C'est-à-dire si, pour ces espèces, la part relative de variance de la RGR expliquée par  $F_G$  est plus basse que pour des espèces à croissance plus rapide. Si cela se vérifie, cela voudrait dire qu'il serait plus intéressant d'utiliser des espèces de grande taille et à croissance rapide (*e.g.* le blé; *Triticum aestivum*) puisque ces espèces semblent répondre plus fortement à  $F_G$ . Cependant, ce patron pourrait aussi s'expliquer par le choix des espèces plutôt que par leur taille. En effet, *T. aestivum* a été sélectionnée pour des sols agricoles et *T. pretense* peut fixer l'azote. Il est possible que ces caractéristiques les rendent plus susceptibles de répondre à la fertilité généralisée plutôt qu'une espèce qui se rencontre dans les milieux infertiles et une autre qui ne fait pas de mycorhizes. Ce patron peut également s'expliquer par le hasard. Nous n'avons utilisé seulement quatre espèces et peut-être qu'on aurait obtenu un patron différent avec d'autres espèces ayant des caractéristiques similaires (*i.e.* une fabacée, une plante utilisée en

agriculture, une plante qui ne fait pas de mycorhizes et une plante de milieu infertile). Il serait intéressant de comprendre pourquoi, et un moyen serait de faire la part des choses entre  $F_S$  et  $F_G$ .

### *Fertilité spécifique, $F_S$*

Dans le modèle de mesure et dans le modèle complet,  $F_S$  représente la variance de la RGR (ou BM) qui n'est pas expliquée par les erreurs de mesure ou par la fertilité généralisée (qui explique la part de variance commune entre les quatre RGR). Ces quatre variances (une par espèce) sont indépendantes entre elles. Si ce n'était pas le cas, alors cela voudrait dire qu'il y a une autre variable qui explique une part commune de variance dans les réponses de nos phytomètres. C'est justement ce que le modèle teste. En effet, le modèle va imposer une contrainte et chercher à expliquer toute la variance commune entre les quatre variables explicatives (réponses des plantes) par un seul axe (la variable latente). Il va ensuite tester si les variances restantes ( $F_S$  + erreurs de mesure) sont significativement indépendantes entre elles. Le modèle est rejeté dans le cas contraire.

De par sa nature, la fertilité spécifique est liée à des traits spécifiques à chaque espèce et plus ces espèces répondent à des caractéristiques spécifiques de l'environnement et plus la part de variance de leur RGR expliquée par  $F_S$  sera grande. À l'inverse, plus les plantes répondent à la fertilité généralisée et plus la part de variance de leurs réponses de croissance expliquée par  $F_G$  sera grande. Donc plus une plante répond à  $F_S$  et moins sa réponse sera corrélée aux autres espèces de plantes. Par conséquent, un phytomètre dont la réponse n'est pas corrélée avec les autres répondra très fortement à  $F_S$  et peu à  $F_G$ . Explorer la part relative de variance de la RGR (ou BM) expliquée par  $F_G$  et  $F_S$  dans un ensemble d'espèces pourrait grandement nous renseigner sur les limites du modèle. En effet, même si la fertilité généralisée existe et est unique (*i.e.* que c'est la seule variable du sol qui induit une réponse commune chez les plantes), si sa contribution à la production de biomasse est très faible devant la contribution de la fertilité spécifique, alors le pouvoir prédictif de modèles basés sur des mesures de la fertilité généralisée, sera probablement très faible et il faudra avoir un grand nombre

d'espèces indicatrices pour améliorer le pouvoir prédictif. Au contraire, si  $F_G$  explique une grosse part de la variance des réponses des plantes, alors le pouvoir prédictif des modèles qui seraient basés sur des mesures de  $F_G$  sera probablement plus grand et nécessitera moins d'espèces indicatrices.

Si maintenant, (i) on pouvait montrer que l'ensemble des espèces d'une communauté ont des réponses positivement corrélées entre elles, alors on pourrait utiliser la méthode pour mesurer la fertilité généralisée qui s'applique pour l'ensemble de cette communauté. (ii) Dans un tel cas (*i.e.* toutes les réponses sont positivement corrélées), on pourrait utiliser les phytomètres qui répondent le plus fortement à  $F_G$  et le moins à  $F_S$ , pour mesurer la fertilité généralisée. Cela permettrait de mesurer  $F_G$  avec une plus grande précision (*i.e.* utiliser plus de phytomètres le permettrait également). (iii) Finalement, plus les espèces à l'intérieur de la communauté répondront à  $F_G$  et moins à  $F_S$  et plus les modèles basés sur ces mesures de  $F_G$  feront de bonnes prédictions à l'intérieur de cette communauté.

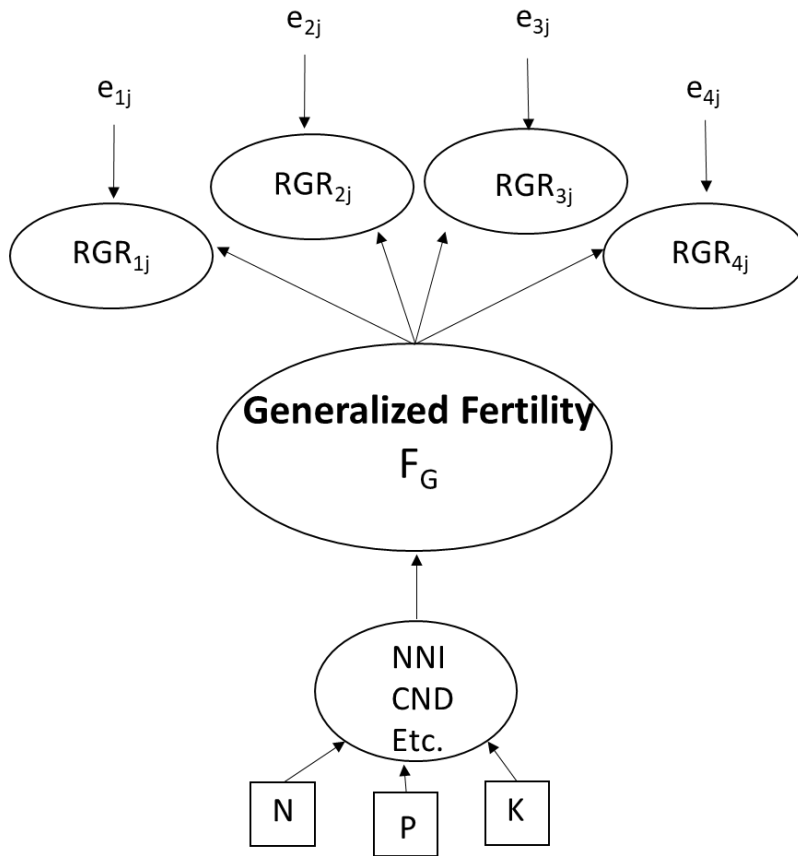
### *Choix de la méthode*

Dans le chapitre 3, nous avons cherché à simplifier le protocole du chapitre 2 (Daou et Shipley, 2019), notamment en utilisant des sols tamisés à 2 mm au lieu de cubes de sol intacts. Les résultats montrent que les valeurs de  $F_G$  obtenues avec ces deux méthodes sont relativement bien corrélées ( $R^2 \approx 0.68$ ). Les résultats du chapitre 4 montrent également que les mesures de  $F_G$  obtenues avec les sols intacts sont corrélées avec les traits fonctionnels agrégés de hauteur et production de biomasse (résultats non montrés), mais avec aucun autre trait ; contrairement aux valeurs de  $F_G$  obtenues à partir des sols tamisés qui étaient relativement bien corrélées avec tous les traits fonctionnels sauf la production de biomasse. Cela ne veut pas forcément dire qu'une des mesures est meilleure que l'autre. En revanche, cela nous fait dire qu'il serait intéressant de tester d'autres manipulations du sol pour savoir si cela affecterait les mesures de  $F_G$  et si oui, dans quelle proportion. Par exemple, prendre des pots de taille différente ou ne pas utiliser d'herbicide pour éliminer la végétation originale. Également, nous avons vu que les  $F_G$  obtenues à partir d'une seule mesure de

biomasse et celles obtenues à partir des RGR étaient presque entièrement corrélées ( $R^2 \simeq 0.99$ ; Fig. 3.5). Pourrait-on utiliser d'autres mesures de réponse des plantes plutôt que la RGR ou la BM? Pourrait-on utiliser d'autres caractéristiques du sol pour produire le modèle du sol et le modèle complet?

#### *Utilisation d'autres caractéristiques du sol*

Finalement, dans le modèle du sol et dans le modèle complet, nous avons choisi, suivant différents critères évoqués plus haut, un modèle qui lie par des relations causales les caractéristiques du sol à la fertilité généralisée. Cette partie du modèle peut être redéveloppée et probablement améliorée. Il serait possible par exemple, d'utiliser d'autres nutriments ou caractéristiques du sol, ou bien de les lier entre eux de façon différente. Dans ce contexte, il serait également possible d'utiliser les outils classiquement utilisés en agronomie pour mesurer la fertilité du sol, et de les incorporer au modèle comme des prédicteurs de la fertilité du sol. Ce nouveau modèle est illustré dans la figure 5.1. Dans ce modèle, les pilotes de la fertilité généralisée, qui étaient représentés par des concentrations de nutriments ou des mesures des propriétés physiques du sol, ont été remplacés par des outils permettant de réaliser des diagnostics agronomiques (*i.e.* identifier et quantifier l'élément limitant). Ces outils sont généralement développés à partir des caractéristiques du sol, mais ils vont souvent être beaucoup plus performants pour mesurer la fertilité du sol que les mesures de nutriments. C'est pourquoi, l'utilisation de tels outils comme des prédicteurs des valeurs de  $F_G$  pourrait peut-être grandement améliorer le pouvoir prédictif du modèle.



**Figure 5.1 : Illustration d'un nouveau modèle de mesure de variable latente qu'il serait intéressant de tester.**

*Les caractéristiques du sol ont été remplacées par des outils comme le nutriment nitrogen index, ou le compositional nutrient diagnosis, lesquels sont calculés à partir des caractéristiques du sol, azote, phosphore et potassium.*

Permettre de précisément calculer des valeurs de  $F_G$  à partir seulement des caractéristiques du sol serait vraiment très intéressant et permettrait de développer des outils de mesure de la fertilité généralisée très efficaces et peu coûteux. En effet, il est beaucoup plus simple de prendre des échantillons de sols et d'en mesurer les caractéristiques plutôt que de prendre des échantillons de sol plus grands et de les ramener au laboratoire pour y faire pousser les quatre phytomètres.

Ces mesures de fertilité généralisée pourraient être utilisées dans différents contextes, notamment pour étudier la relation trait fonctionnels agrégés – fertilité généralisée. Il serait intéressant de pouvoir prédire  $F_G$  à partir des caractéristiques du sol. Puis prédire les CWM des traits fonctionnels à partir des valeurs de  $F_G$ . Avant d'utiliser le modèle CATS ou un modèle analogue, pour prédire l'abondance relative des espèces du site. Ça ne serait pas facile, mais pas impossible. En effet, comme on a vu dans le chapitre 1, le modèle CATS a pu prédire 94% de la variance des abondances relatives de 30 espèces sur une chrono séquence de 42 ans dans 12 sites, en connaissant les données de huit traits fonctionnels et les traits agrégés des sites (Shipley *et al.*, 2006). Notre modèle du sol est corrélé à nos mesures de  $F_G$  ( $R^2 = 0.53$ , chapitre 2). Et nos mesures de  $F_G$  sont corrélées avec nos mesures de traits fonctionnels ( $R^2 \approx 0.3-0.5$ , chapitre 4). Améliorer notre modèle pourrait peut-être permettre, à terme, de prédire de bonnes abondances relatives à partir seulement des caractéristiques du sol, des variables environnementales et des valeurs de traits des espèces présentes dans le pool régional.

#### **4. Relation Traits fonctionnels agrégés – fertilité généralisée**

##### *4.1. Utilisation pratique du modèle*

Dans les chapitres 2 et 3 nous avons développé une méthode afin de mesurer la fertilité généralisée du sol,  $F_G$ , à partir de quatre méthodes différentes. Nous avons ensuite utilisé ces mesures de  $F_G$  pour étudier les corrélations entre la fertilité du sol et certaines caractéristiques des plantes. Notamment, la production de biomasse des communautés naturelles lorsqu'on les fait pousser dans les mêmes conditions environnementales (chapitre 2, 3). Par la suite, nous les avons comparées aux CWM des scores CSR des sites, aux CWM des hauteurs végétatives, LDMC et SLA (chapitre 4). Dans tous les cas de figure (chapitre 2, 3, 4) les mesures de  $F_G$  étaient plus fortement corrélées aux caractéristiques des plantes testées que toutes les autres propriétés du sol que nous avons mesurées dans ces études. Que ce soit, les vitesses spécifiques de croissance des quatre phytomètres utilisés, les mesures de nitrate, de

phosphore, de potassium ou bien les teneurs en MO, la texture ou la capacité de rétention d'eau. De même quand on a comparé ces mesures aux CWM de la LDMC et SLA dans le sud de la France.

Ces résultats sont très prometteurs. En particulier si le modèle peut être étendu et généralisé à d'autres régions et à grande échelle. En effet, cela permettrait de comparer les mesures de fertilité d'un endroit à l'autre et donc comparer les relations traits – fertilité entre les études, ce qui est très difficile à faire actuellement. De plus, ces mesures ne sont pas seulement comparables d'un endroit à l'autre, elles semblent aussi être localement de meilleurs prédicteurs que les caractéristiques du sol les plus communément mesurées.

Il serait intéressant de vérifier si c'est bien le cas et que cela se vérifie systématiquement. Il faudrait également vérifier si d'autres traits fonctionnels montrent une relation avec la fertilité généralisée du sol, en particulier des traits liés aux racines et à l'acquisition de ressource. En effet, les plantes ayant des stratégies de conservation des ressources (stratégie S de Grime) vont être caractérisées par un ensemble de valeurs de traits telles qu'une haute durée de vie des feuilles, un faible taux de croissance, des tissus coriaces, etc. Au contraire, les plantes ayant des stratégies d'acquisition rapide des ressources (stratégie R) vont plutôt avoir une faible durée de vie des feuilles, un taux de croissance rapide, des tissus peu coriaces. Nos résultats (chapitre 4) montrent une relation entre les traits fonctionnels de SLA, de LDMC et de hauteur et la fertilité généralisée. Il est possible que ces relations soient plus fortes avec d'autres traits fonctionnels comme la longueur racinaire spécifique (SRL) ou la densité des tissus racinaires (RTD). Il a été montré que ces traits pouvaient fortement varier avec la disponibilité en nutriments (Ostonen *et al.*, 2007 ; Kramer-Walter *et al.*, 2016). Il a même été suggéré que la SRL pouvait être utilisée avec succès comme un indicateur de la disponibilité en nutriments chez les arbres (Ostonen *et al.*, 2007).

#### 4.2. Application à d'autres milieux

Il serait intéressant de tester d'autres milieux et types de plantes. Est-ce que le modèle pourrait s'appliquer à des plantes ligneuses par exemple? Ou bien des systèmes forestiers?

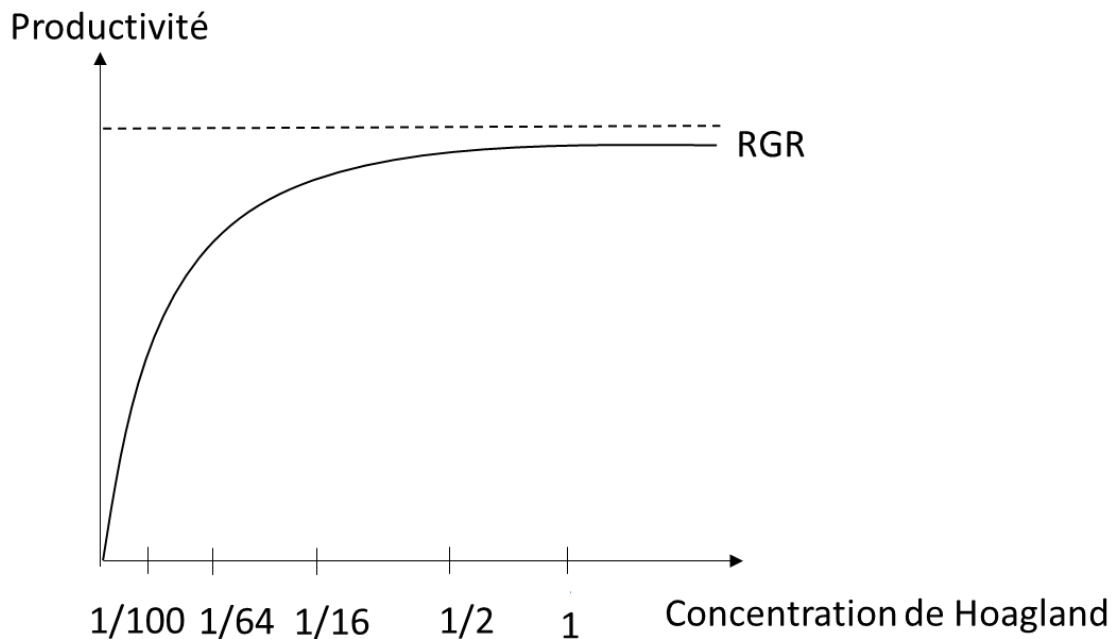


Un grand nombre de caractéristiques liées à la nutrition des plantes sont antérieures à l'apparition des arbres pendant le Dévonien supérieur, il y a environ 380 millions d'années. On peut parler des transporteurs de nutriments, des voies assimilatoires, des mycorhizes arbusculaires, de la cuticule, des espaces gazeux intercellulaires, des stomates, des systèmes andohydriques de transport de l'eau, incluant les tissus du type xylème et phloème (Raven et Andrews, 2010). La graine, les ectomycorhizes, les racines protéoïdes, les symbioses actinorhiziennes, ou bien avec des cyanobactéries ou *Rhizobium*, qui permettent la fixation de l'azote (diazotrophie) sont apparus chez les arbres, mais peuvent se rencontrer également chez d'autres organismes. En effet, le groupe des arbres, en particulier chez les plantes à fleurs (*i.e.* angiospermes) est très polyphylétique (Raven et Andrews, 2010). L'ensemble des angiospermes partagent les mêmes principes de base de nutrition et des particularités propres à chaque groupe peuvent se rencontrer aussi bien chez les arbres que chez les autres plantes. Dans ce contexte, si le modèle de mesure de variable latente peut être étendu à un ensemble de familles d'herbacées relativement large, qui ont des particularités nutritionnelles différentes, alors en théorie, il devrait pouvoir être étendu à un ensemble d'espèces d'arbres des mêmes familles. Cependant, il ne faut pas perdre de vue que les arbres, et de manière générale les plantes ligneuses, vont avoir des taux de croissance typiquement plus faibles (Jarvis et Jarvis, 1964; Grime et Hunt, 1975; Veneklaas *et al.*, 2002) et des stratégies d'acquisition des ressources différentes des autres plantes, en P notamment (Rennenberg et Herschback, 2013).

Également, il serait intéressant de voir s'il est possible d'étendre ce modèle à un milieu hydroponique. Pour cela, on pourrait mesurer et comparer la fertilité généralisée de différentes solutions de concentrations croissantes en nutriment. Cela permettrait notamment d'explorer les proportions de variance expliquées par  $F_G$  ou  $F_S$  en fonction des différentes espèces tout en contrôlant bien les causes de la fertilité généralisées (*i.e.* nutriments en solutions). Cela donnerait une nouvelle indication que les nutriments du sol causent la fertilité généralisée, qui cause à son tour la réponse des plantes. Il serait également possible de tester l'ajout de nouvelles espèces et de voir si la précision des mesures augmente avec l'ajout des espèces comme on s'y attendrait. On pourrait aussi vérifier l'idée selon laquelle la fertilité généralisée s'applique peu importe le nutriment limitant et même si nous changeons ce

nutriment limitant au cours du temps. Cela serait particulièrement intéressant parce que dans un système hydroponique, la quantité de nutriment disponible pour la plante est contrôlée. Cela permettrait de directement relier les concentrations en nutriments à la fertilité généralisée puis aux réponses des plantes. On pourrait ainsi vérifier que la relation qui relie les nutriments du sol à la fertilité généralisée est non linéaire. En effet, on a pu voir dans le modèle de mesure complet du chapitre 2 (Fig. 2.3) que toutes les variables du sol exceptée la capacité de rétention d'eau étaient log transformées avant d'être reliées à  $F_G$ . Cela implique que ces relations sont non linéaires.

L'application du modèle à un système hydroponique est quelque chose qui a été testé par un autre étudiant de mon directeur, Diego Dos Santos. Il a essayé de faire pousser des plantes dans une solution hydroponique à 1, 1/2, 1/16, 1/64 et 1/100e de la solution optimale selon Hoagland et Arnon (1950). La relation entre la concentration en nutriments dans la solution et la production végétale n'était pas linéaire (Fig. 5.2 pour une illustration). En effet, il y a peu de différence de croissance entre les traitements les plus concentrés, tandis que la réponse de croissance diminue très fortement dans les concentrations les plus faibles. Ces résultats sont intéressants et l'utilisation de système hydroponique pourrait être un bon moyen d'identifier et quantifier les relations qui relient les caractéristiques du sol à la fertilité généralisée puis aux réponses des plantes. D'autres applications du modèle ont été réalisées, notamment sur d'anciens sites miniers.



**Figure 5.2 : Illustration de la réponse de croissance des plantes en fonction des différentes concentrations de nutriments suivant la solution optimale de Hoagland et Arnon (1950).**

#### *4.3. Prospection minière et agronomique*

Dans le cadre d'un projet sur d'anciens sites miniers avec Sébastien Roy, notre modèle a été utilisé pour déterminer quels sont les sols dont le potentiel de fertilité est le plus élevé en vue de revégétaliser les parcelles. L'idée est d'y implanter des espèces ligneuses à fort potentiel de croissance, ce qui permettra ensuite à des espèces naturelles de recoloniser le milieu par un phénomène de succession. Le modèle est alors utilisé pour déterminer quelles sont les parcelles qui ont le potentiel de fertilité suffisant pour permettre aux espèces ligneuses de s'y implanter. Pour cela, ils vont comparer la fertilité généralisée de « sols » de différents âges, c'est-à-dire des terrils de roches concassées qui ont été déposés depuis 1 à 10 ans. Puis ils vont choisir le moment pour commencer la re végétalisation en fonction de ces mesures de fertilité généralisée.

De la même façon, dans un contexte agricole, le modèle pourrait être utilisé pour faire de la prospection et déterminer quels sont, parmi un ensemble de sols, ceux dont la fertilité généralisée est la plus élevée. Ces sols, ayant des fertilités généralisées élevées devraient également être les sols qui ont les productivités les plus élevées. Il serait intéressant de comparer les résultats d'un outil de prospection basé sur le modèle de mesure de variable latente avec ceux obtenus à partir des outils qui existent et qui sont spécialement dédiés à cela.

## 5. Perspectives

Deux voies différentes et complémentaires s'ouvrent à partir de ce doctorat. D'un côté, tester et améliorer le modèle suivant le choix de la méthode, des espèces, du nombre de phytomètre, du type de réponse, ou du type de modèle du sol. Et de l'autre côté, utiliser le modèle pour, par exemple, étudier les relations entre la fertilité et les traits fonctionnels, la production de biomasse, les scores CSR de Grime, les rendements agricoles, la fertilité potentielle en vue de la végétalisation, la diversité spécifique, ou la diversité fonctionnelle.

Pour améliorer le modèle, dans l'idéal, il faudrait pouvoir tester ses limites étape par étape. D'abord, tester que les réponses de croissance d'un grand nombre d'espèces sont positivement corrélées. Ensuite, mesurer les réponses de croissance de ces espèces dans différents sols, développer le modèle, et explorer les proportions de la variance de ces réponses qui sont expliquées par  $F_G$  et  $F_S$ . Cette première étape permettrait de bien tester les limites du modèle et également de choisir des phytomètres qui répondent fortement à  $F_G$ . Il serait également possible de tester d'autres méthodes de manipulation du sol (intact vs tamisé) ou tester d'autres réponses des phytomètres (RGR vs BM).

Après cette étape, il serait intéressant de faire une collaboration avec des chercheurs étant dans des régions différentes du monde et de faire venir des sols provenant de ces différentes régions. On pourrait utiliser ces sols et y faire pousser nos phytomètres. Si on dispose de suffisamment de sols et d'espèces (*i.e.* de puissance statistique), il serait intéressant de pouvoir développer le modèle séparément pour chaque région et voir si les relations causales sont conservées entre les régions, en particulier les caractéristiques du sol qui causent la

fertilité généralisée. Si les différents chercheurs qui nous ont envoyé les sols ont également mesuré des caractéristiques de la végétation, comme les traits fonctionnels agrégés, il sera alors également possible de regarder si les relations trait – fertilité sont conservées entre les régions.

## **6. Conclusion**

Notre modèle permet :

- De mesurer le gradient de fertilité du sol qui s'applique à l'échelle d'une communauté végétale indépendamment des caractéristiques du sol.
- D'apporter des premières indications qu'il pourrait exister des relations causales qui lient les caractéristiques du sol à la fertilité puis aux réponses de croissance des plantes.
- D'apporter des indications supplémentaires de l'existence d'un axe de stress (axe S de Grime) qui est relié à la disponibilité en nutriments et qui s'exprime par la vitesse spécifique de croissance (ou BM).
- Il permet de quantifier les relations qui lient la fertilité du sol aux traits fonctionnels agrégés d'une manière standardisée.
- Cela permet de comparer ces relations entre les régions, ce qui était impossible jusque-là.
- Finalement, ces relations pourraient être utilisées pour prédire les traits agrégés de communautés naturelles. Ces valeurs prédites pourraient ensuite être utilisées dans le modèle CATS ou des modèles analogues afin de prédire l'abondance relative des espèces d'un site.

## ANNEXES A

### APPENDICES TO CHAPTER 2

#### Content

**Figure A.1.1:** Ecology of *Festuca rubra*

**Figure A.1.2:** Ecology of *Trifolium pratense*

**Figure A.1.3:** Ecology of *Triticum aestivum*

**Figure A.1.4:** Ecology of *Arabidopsis thaliana*

**Table A.2:** Sampling sites

**Figure A.3.1:** Different alternative path models

**Figure A.3.2:** Different alternative path models

**Figure A.3.3:** Different alternative path models

**Figure A.3.4:** Different alternative path models

**Figure A.3.5:** Different alternative path models

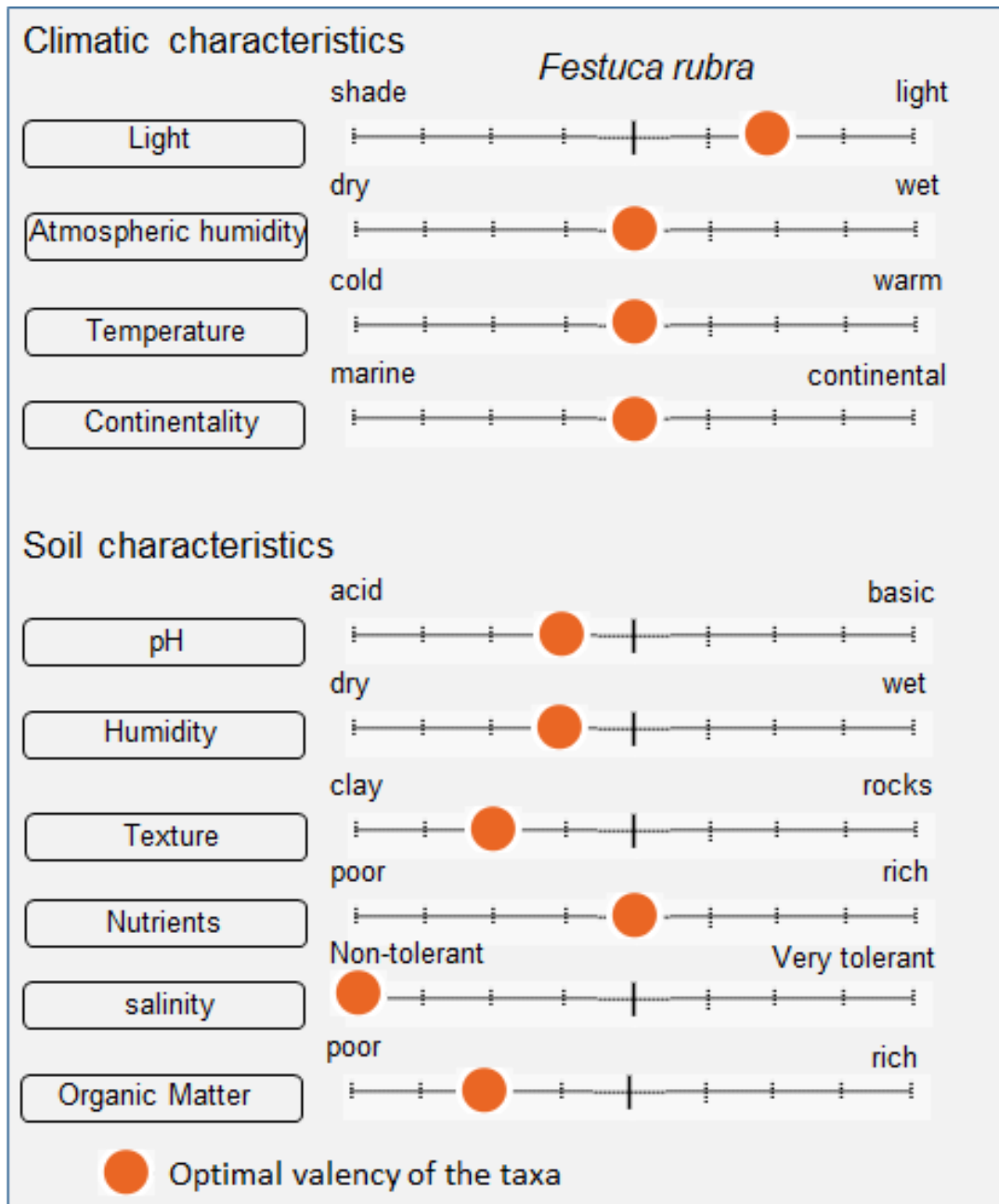
**Figure A.3.6:** Different alternative path models

**Figure A.4:** Measured variation in relative growth rates of RGR ( $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) of *Festuca rubra*, *Trifolium pratense*, *Triticum aestivum* and *Arabidopsis thaliana* grown under constant conditions in 76 different soils

**Table A.5:** RGR and soil characteristics

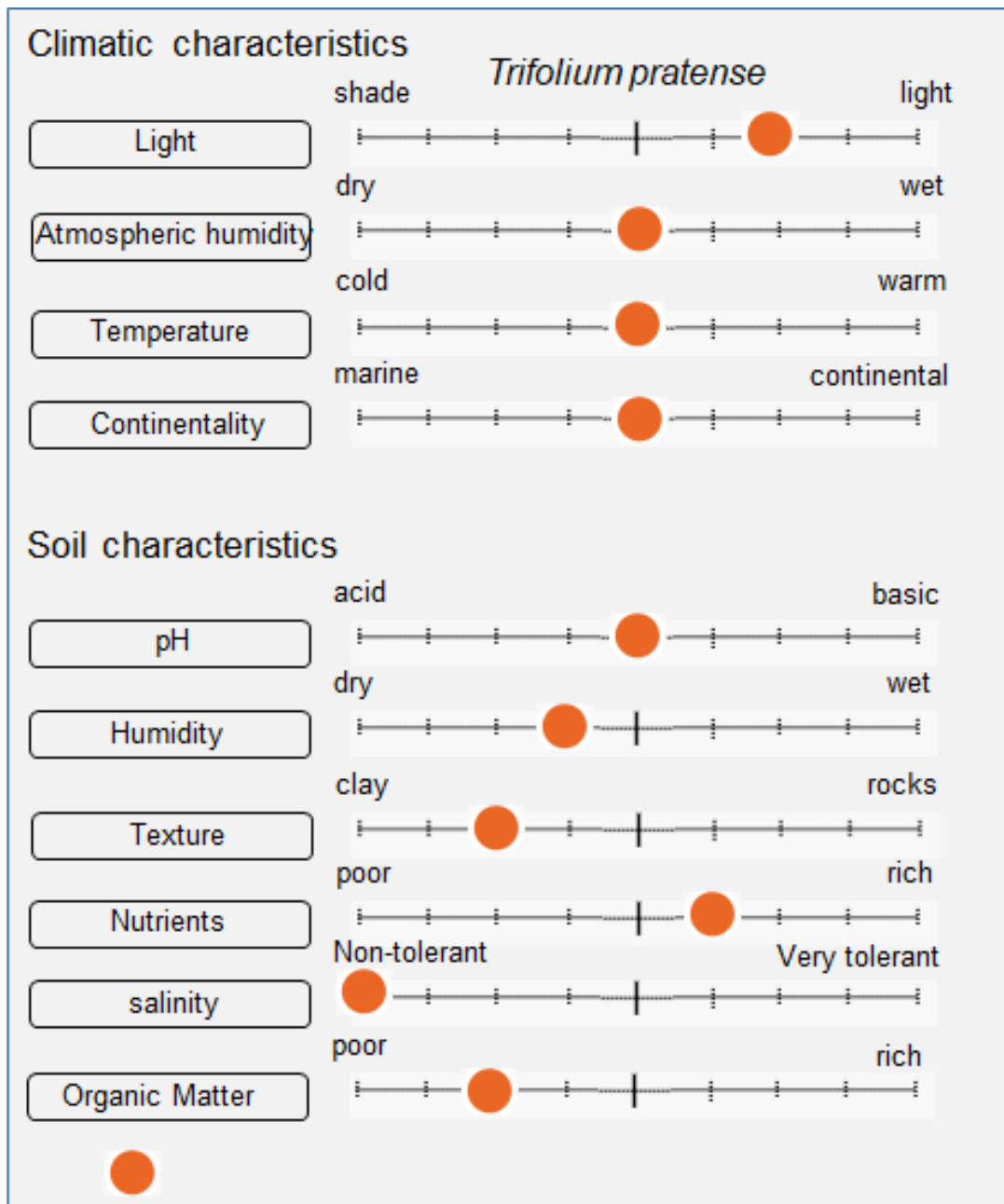
**Appendix A6:** simplified R code with principal functions

## Appendix A1 : Ecology of the four species of phytometers



**Figure A.1.1 : Ecology of *Festuca rubra*.**

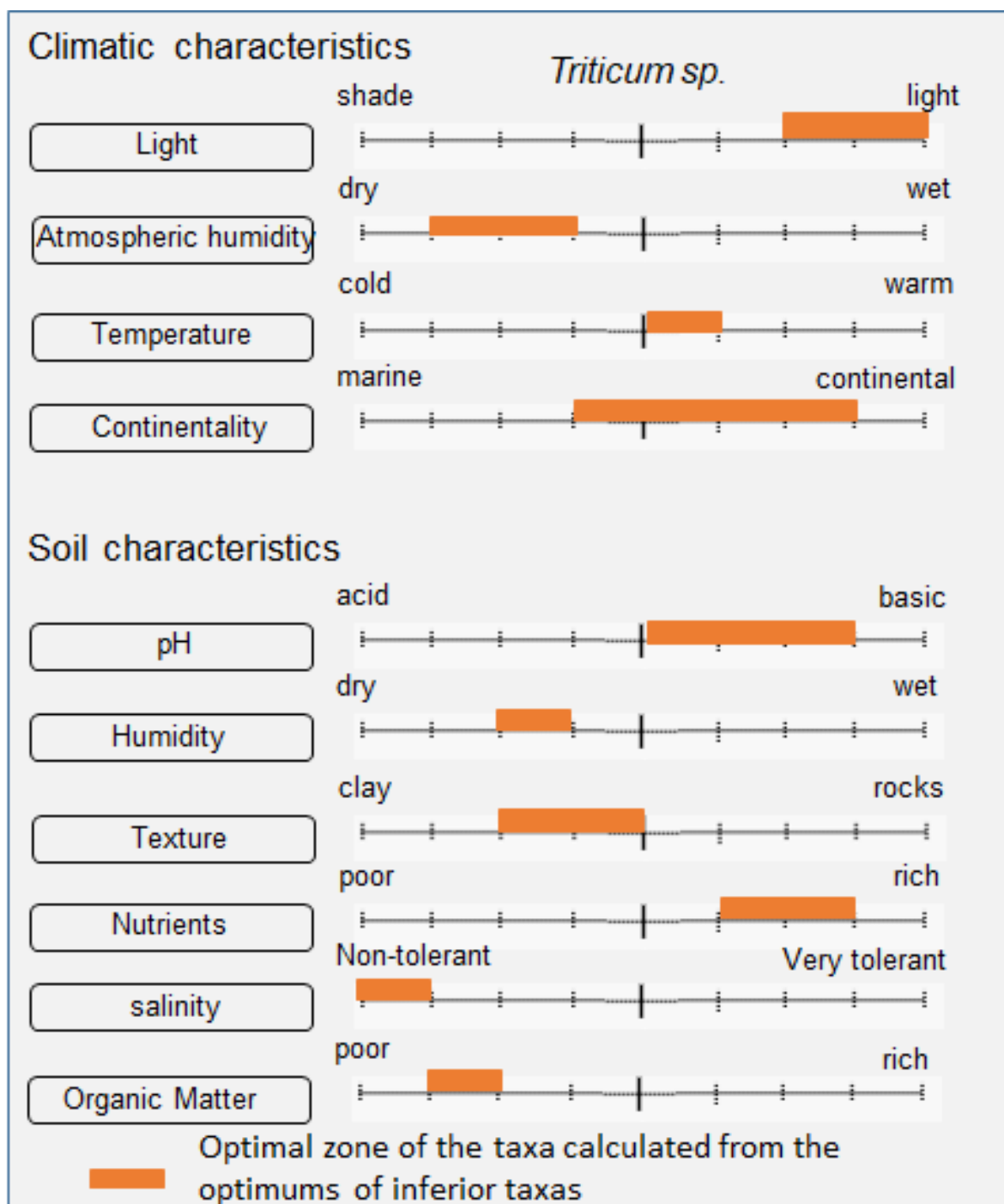
*Translated from Julve, 2016.*



**Figure A.1.2 : Ecology of *Trifolium pratense*.**

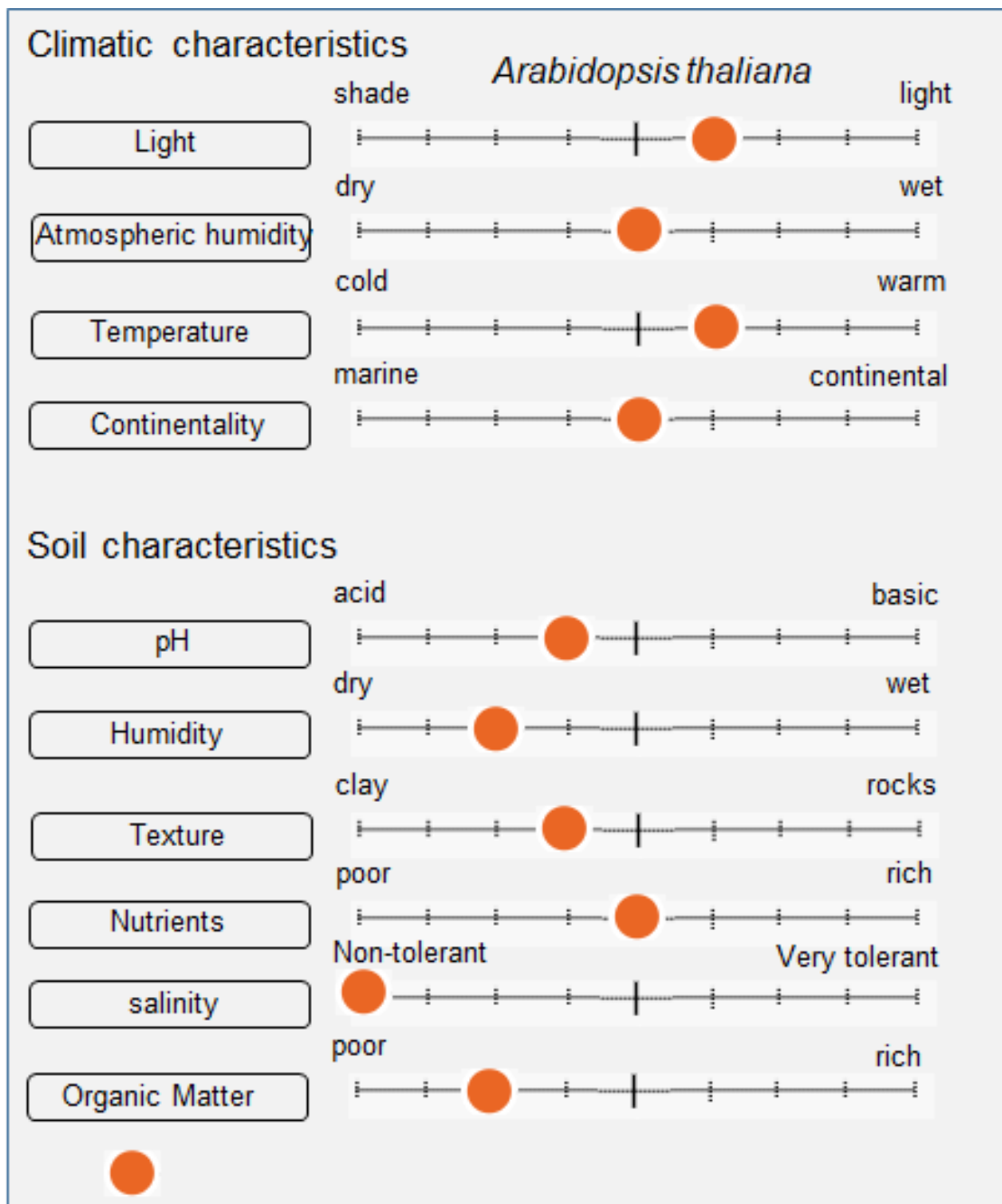
*Translated from Julve, 2016.*





**Figure A.1.3 : Ecology of *Triticum sp.***

*Translated from Julve, 2016.*



**Figure A.1.4 : Ecology of *Arabidopsis thaliana*.**

*Translated from Julve, 2016.*

**Reference:**

Julve, Ph. (2016) ff. - Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version: 09 février 2017. <http://www.tela-botanica.org>

**Table A.2 : Sampling sites**

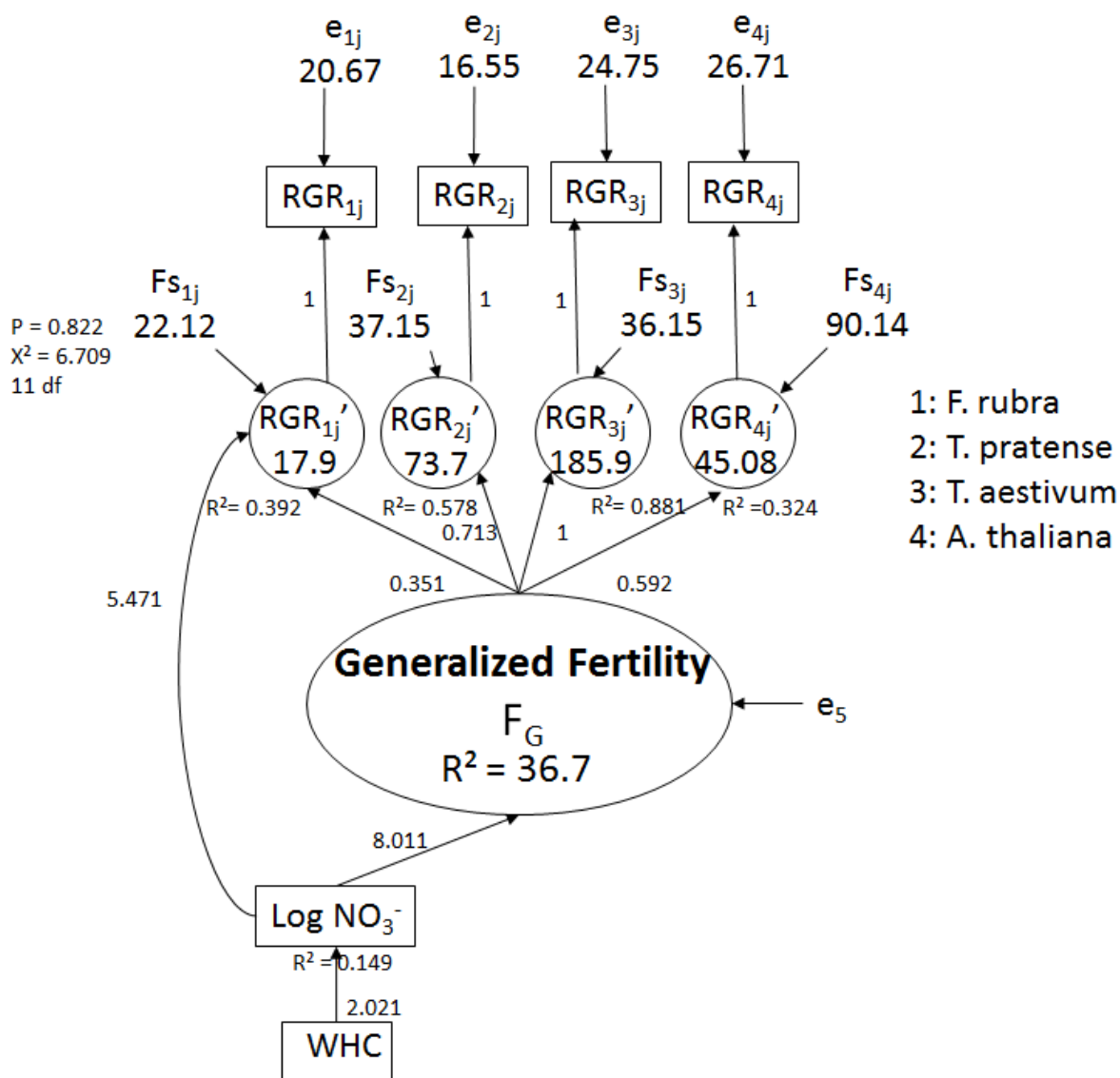
| sites | F <sub>G</sub><br>value | Coordinates<br>Lat | Coordinates<br>Long | description or Canadian classification of soils<br>(when available)   |
|-------|-------------------------|--------------------|---------------------|---|
| 1     | -8.53                   | 45.285479          | -71.719904          | Soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials   |
| 2     | 0.42                    | 45.265242          | -71.710066          | Soils developed on glacial till derived from impure limestone and slate   |
| 3     | 13.59                   | 45.246877          | -71.713082          | Soils developed on glacial till derived from impure limestone and slate   |
| 4     | 8.88                    | 45.234936          | -71.703495          | Soils developed on glacial till derived from impure limestone and slate   |
| 5     | 9.7                     | 45.241081          | -71.736638          | Soils developed on glacial till derived from impure limestone and slate   |
| 6     | 4.91                    | 45.242764          | -71.758093          | Soils developed on glacial till derived from impure limestone and slate   |
| 7     | 11.4                    | 45.242401          | -71.781296          | Soils developed on glacial outwash from granitic materials, with some impure sandy and heavily podsolized limestone and slate and deposited on lacustrine clay. |
| 8     | 4.97                    | 45.242899          | -71.84872           | Soils developed on glacial outwash deposited on flood plains and river bottoms  |
| 9     | 6.7                     | 45.168667          | -71.800317          | Soils developed on glacial outwash from lacustrine silts and clays  |
| 10    | -18.65                  | 45.233479          | -72.065894          | Soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials   |
| 11    | -6.92                   | 45.263064          | -73.255876          | Orthic gleysol  |
| 12    | 16.97                   | 45.274773          | -73.275891          | Humic gleysol + orthic humic gleysol  |
| 13    | 3.6                     | 45.274718          | -73.281822          | R   |
| 14    | 11.74                   | 45.274972          | -73.290963          | Orthic gleysol  |
| 15    | 14.52                   | 45.260655          | -73.290604          | Orthic humic gleysol + orthic humic gleysol   |
| 16    | 8.77                    | 45.251857          | -73.290317          | Orthic humic gleysol + orthic humic gleysol   |
| 17    | -6.19                   | 45.220854          | -73.301052          | Orthic humic gleysol + orthic humic gleysol   |
| 18    | -10.94                  | 45.20989           | -73.28526           | Orthic humic gleysol + orthic humic gleysol   |
| 19    | 5.36                    | 45.19869           | -73.266352          | Orthic humic gleysol + orthic humic gleysol   |
| 20    | 14.12                   | 45.203667          | -73.297799          | Orthic humic gleysol + orthic humic gleysol   |
| 21    | 3.74                    | 45.189481          | -73.316088          | Orthic humic gleysol + orthic humic gleysol   |
| 22    | 10.8                    | 45.190412          | -73.317555          | R   |
| 23    | 12.7                    | 45.199186          | -73.33036           | Gleyed melanic brunisol + orthic humic gleysol  |
| 24    | -11.57                  | 45.177466          | -73.328209          | Orthic humic gleysol + orthic humic gleysol   |

| sites | F <sub>G</sub><br>value | Coordinates<br>Lat | Coordinates<br>Long | description or Canadian classification of soils<br>(when available)   |
|-------|-------------------------|--------------------|---------------------|---|
| 25    | -10.64                  | 45.177853          | -73.329665          | Orthic melanic brunisol + Gleyed melanic brunisol + rocky bedrock   |
| 26    | 7.9                     | 45.161347          | -73.3231            | Orthic humic gleysol + orthic humic gleysol   |
| 27    | 5.13                    | 45.109508          | -73.299412          | Orthic humic gleysol + orthic humic gleysol   |
| 28    | 5.94                    | 45.10403           | -73.306079          | Orthic humic gleysol + orthic humic gleysol   |
| 29    | 11.39                   | 45.143447          | -73.291255          | Orthic humic gleysol + R  |
| 30    | 6.22                    | 45.14301           | -73.275779          | Orthic gleysol  |
| 31    | 4.69                    | 45.038731          | -73.387679          | Gleyed melanic brunisol + orthic humic gleysol  |
| 32    | 8.44                    | 45.030939          | -73.394613          | Orthic melanic brunisol   |
| 33    | 16.73                   | 45.020791          | -73.424869          | Orthic ferro-humic podzol   |
| 34    | -4.42                   | 45.022037          | -73.465271          | Sombrie ferro-humic podzol  |
| 35    | -20.54                  | 45.038334          | -73.518955          | Gleyed melanic brunisol + orthic humic gleysol  |
| 36    | 10.68                   | 45.425172          | -71.840544          | Rough stony land  |
| 37    | 4.48                    | 45.433812          | -71.811325          | Soils developed on glacial till derived from greenish Pre-Cambrian schists  |
| 38    | -0.76                   | 45.449801          | -71.803046          | soils developed on glacial till derived from Cambrian slates and sandstones   |
| 39    | 7.83                    | 45.447759          | -71.76589           | soils developed on glacial outwash from granitic materials, with some impure sandy and heavily podsolized limestone and slate and deposited on lacustrine clay. |
| 40    | -4.03                   | 45.523088          | -71.808878          | soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials   |
| 41    | 2.54                    | 45.523088          | -71.808878          | soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials   |
| 42    | -4.39                   | 45.50994           | -71.835817          | soils developed on glacial till heavily podsolized and derived from non-calcareous slates and shales  |
| 43    | -0.81                   | 45.503839          | -71.82797           | Rough stony land  |
| 44    | 6.15                    | 45.527899          | -71.814123          | soils developed on glacial outwash from granitic materials, with some impure sandy and heavily podsolized limestone and slate and deposited on lacustrine clay. |
| 45    | 5.98                    | 45.537473          | -71.827733          | soils developed on glacial outwash from granitic materials, with some impure sandy and heavily podsolized limestone and slate and deposited on lacustrine clay. |

| sites | F <sub>G</sub><br>value | Coordinates<br>Lat | Coordinates<br>Long | description or Canadian classification of soils<br>(when available)  |
|-------|-------------------------|--------------------|---------------------|--|
| 46    | -0.1                    | 45.5268            | -71.792101          | Soils developed on glacial till derived from greenish Pre-Cambrian schists   |
| 47    | 4.86                    | 45.535813          | -71.774803          | soils developed on glacial till derived from Cambrian slates and sandstones  |
| 48    | 6.12                    | 45.555332          | -71.776527          | soils developed on glacial outwash from granitic materials, with some impure sandy and heavily podsolized limestone and slate and deposited on lacustrine clay.    |
| 49    | 5.43                    | 45.558615          | -71.744499          | soils developed on glacial outwash from granitic materials, with some impure sandy and heavily podsolized limestone and slate and deposited on lacustrine clay.    |
| 50    | 6.93                    | 45.354585          | -71.720577          | soils developed on glacial till heavily podsolized and moderately from non-calcareous slates and shales  |
| 51    | 0.22                    | 45.45526           | -71.548607          | lacustrine soils with clay   |
| 52    | 5.1                     | 45.443957          | -71.597649          | soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials  |
| 53    | 2.2                     | 45.413921          | -71.62219           | soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials  |
| 54    | 4.3                     | 45.443426          | -71.65855           | soils developed on glacial till heavily podsolized and moderately from non-calcareous slates and shales  |
| 55    | -32.17                  | 45.515113          | -71.655859          | soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials  |
| 56    | -20.63                  | 45.283657          | -71.892191          | soils developed on glacial outwash from granitic materials, with some impure sandy and heavily podsolized limestone and slate and deposited on lacustrine clay.    |
| 58    | -16.01                  | 45.312736          | -71.902839          | soils developed on glacial outwash from granitic materials, with some impure sandy and moderately podsolized limestone and slate and deposited on lacustrine clay. |
| 59    | -8.12                   | 45.36047           | -71.928884          | Soils developed on glacial till derived from greenish Pre-Cambrian schists   |
| 61    | -2.85                   | 45.781451          | -71.92572           | soils developed on glacial till derived from Cambrian slates and sandstones  |
| 62    | -6.78                   | 45.741475          | -71.954256          | Soils developed on glacial till derived from greenish Pre-Cambrian schists   |
| 63    | 12.3                    | 45.720936          | -71.946102          | Soils developed on glacial till derived from greenish Pre-Cambrian schists   |

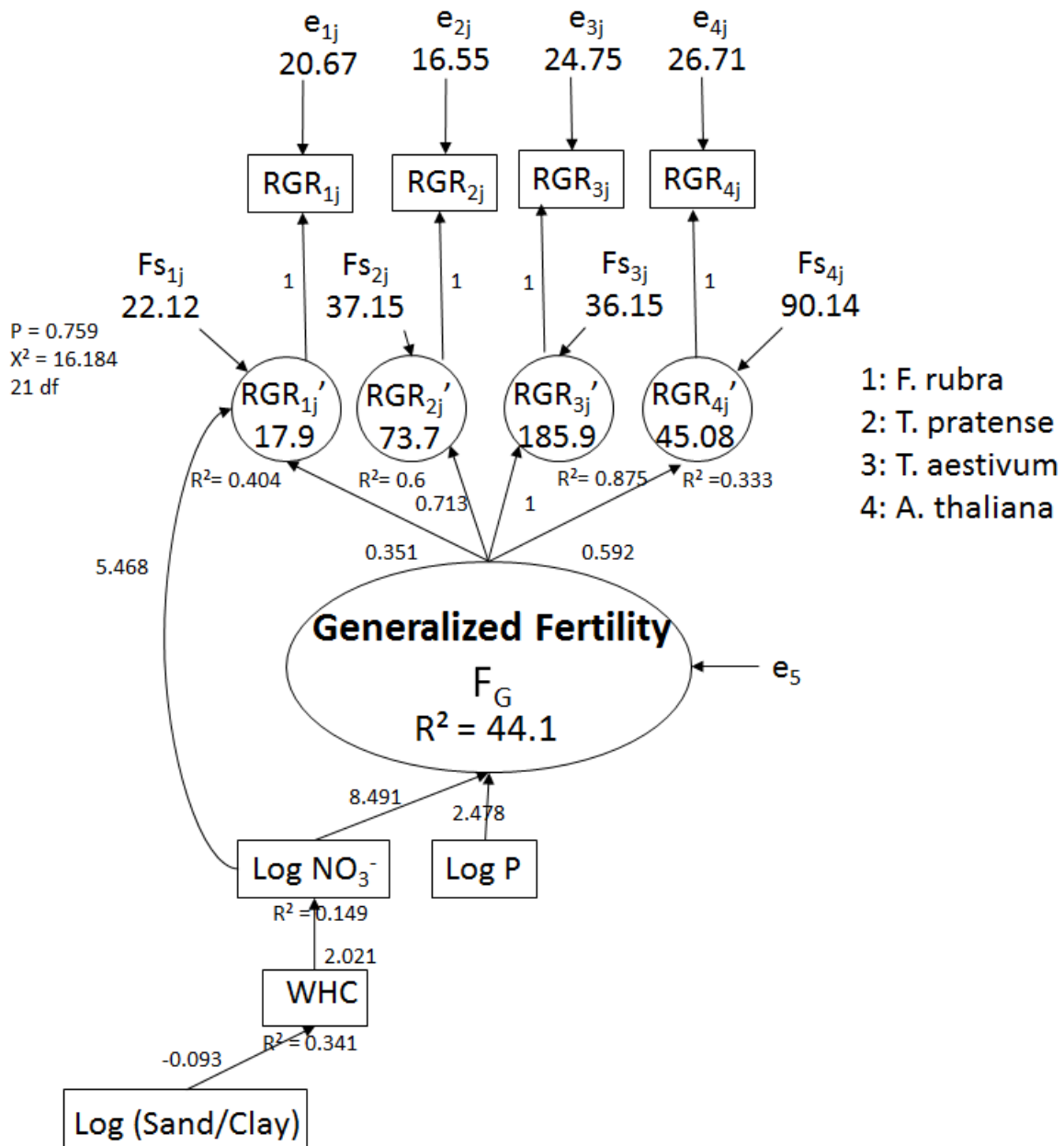
| sites | F <sub>G</sub><br>value | Coordinates<br>Lat | Coordinates<br>Long | description or Canadian classification of soils<br>(when available)   |
|-------|-------------------------|--------------------|---------------------|---|
| 65    | -1.81                   | 45.23357           | -72.065892          | soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials   |
| 66    | -16.92                  | 45.23357           | -72.065892          | soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials   |
| 67    | -12.6                   | 45.23357           | -72.065892          | soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials   |
| 68    | -9.8                    | 45.227568          | -72.069887          | soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials   |
| 69    | -17.01                  | 45.200467          | -72.058269          | soils developed on glacial outwash from granitic materials, with some impure sandy and heavily podsolized limestone and slate and deposited on lacustrine clay. |
| 71    | -5.05                   | 45.465723          | -71.801064          | soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials   |
| 72    | -7.13                   | 45.217349          | 72.066639           | soils developed on glacial till heavily podsolized and derived from non-calcareous slates and shales  |
| 73    | -11.8                   | 45.214587          | -72.072364          | soils developed on glacial outwash from granitic materials, with some impure sandy and heavily podsolized limestone and slate and deposited on lacustrine clay. |
| 74    | -7.92                   | 45.218712          | -72.063658          | soils developed on glacial till heavily podsolized and derived from non-calcareous slates and shales  |
| 75    | 22.28                   | 45.195996          | -72.051675          | soils developed on glacial outwash from granitic materials, with some impure sandy and heavily podsolized limestone and slate and deposited on lacustrine clay. |
| 76    | -13.68                  | 45.18587           | -72.088762          | soils developed on glacial till heavily podsolized and derived from non-calcareous slates and shales  |
| 77    | -26.27                  | 45.304133          | -71.930795          | lacustrine soils with clay  |
| 78    | -10.02                  | 45.319006          | -71.886667          | soils developed on glacial outwash from granitic and sandy gneissic materials   |
| 79    | -1.74                   | 45.242427          | -71.848911          | soils developed on glacial outwash deposited on flood plains and river bottoms  |
| 80    | 1.46                    | 45.201231          | -71.817379          | soils developed on glacial outwash from granitic materials, with some impure sandy and heavily podsolized limestone and slate and deposited on lacustrine clay. |

### Appendix A.3 : alternative path models



**Figure A.3.1 : An alternative path model.**

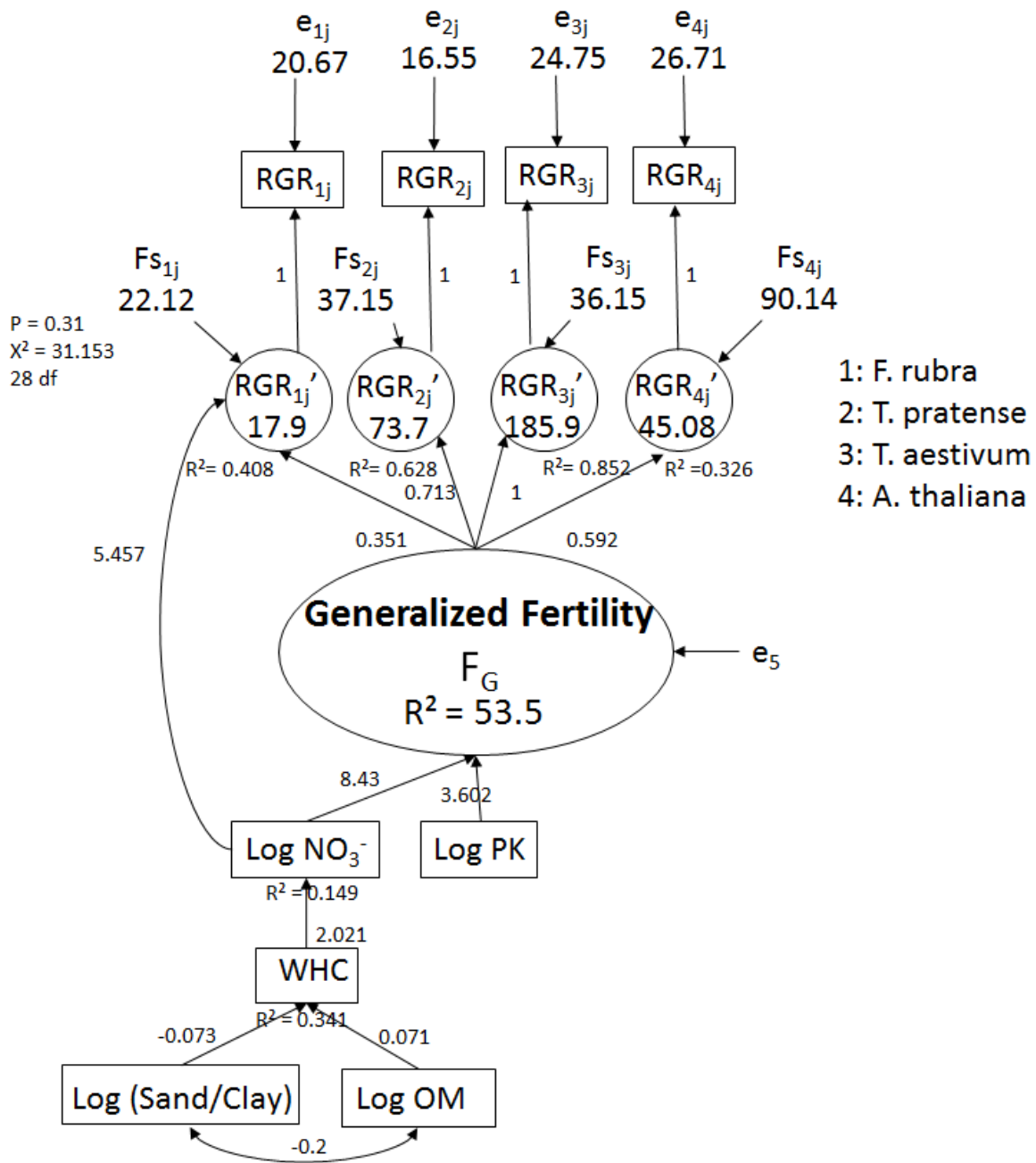
*The P-value of whole model is above 0.05 and all path coefficients are significant ( $<0.05$ ), thus the model is compatible with data.*



**Figure A.3.2 : An alternative path model.**

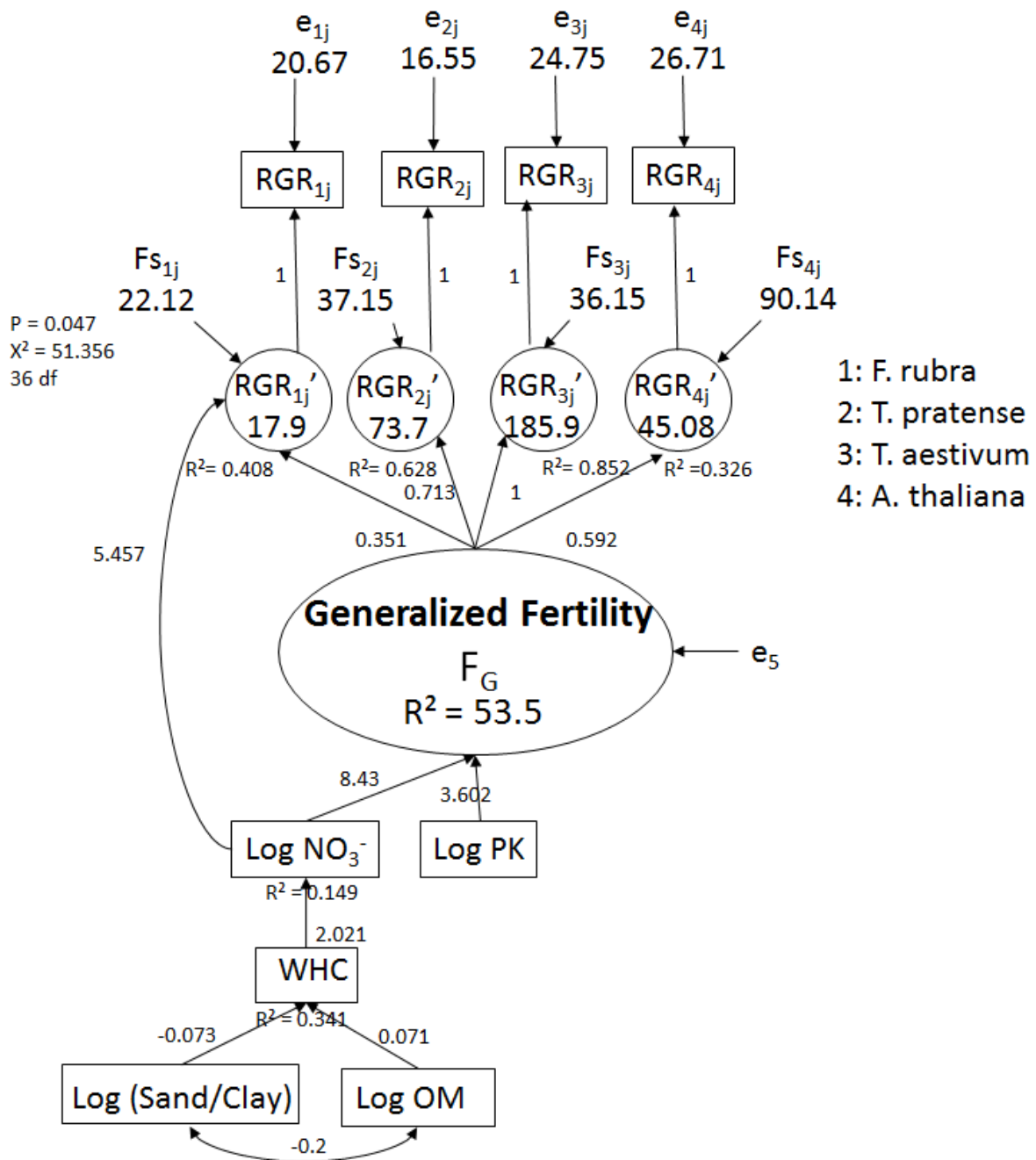
*The P-value of whole model is above 0.05 and all path coefficients are significant ( $<0.05$ ), thus the model is compatible with data.*





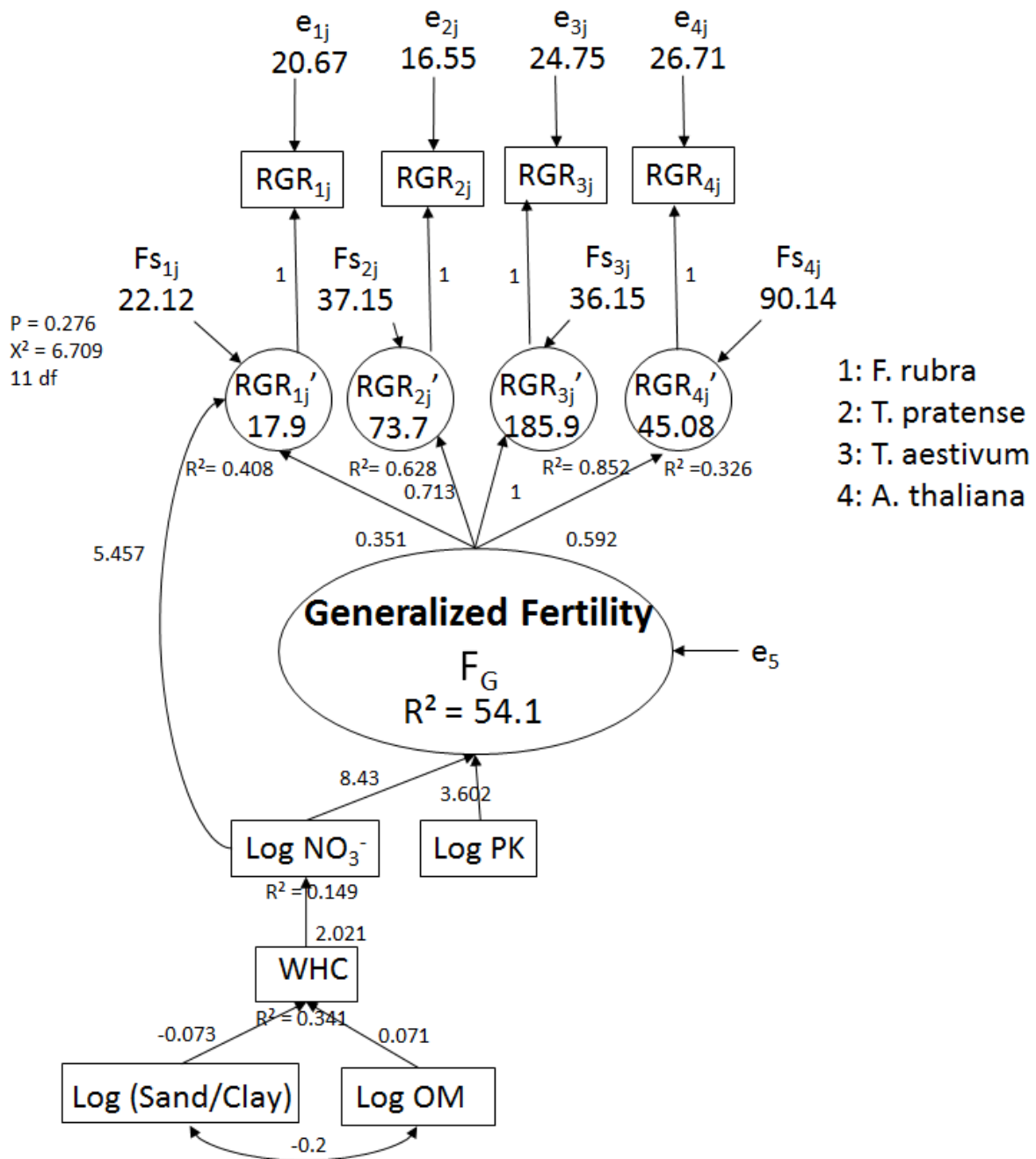
**Figure A.3.3 : An alternative path model.**

The  $P$ -value of whole model is above 0.05 and all path coefficients are significant ( $<0.05$ ), thus the model is compatible with data.



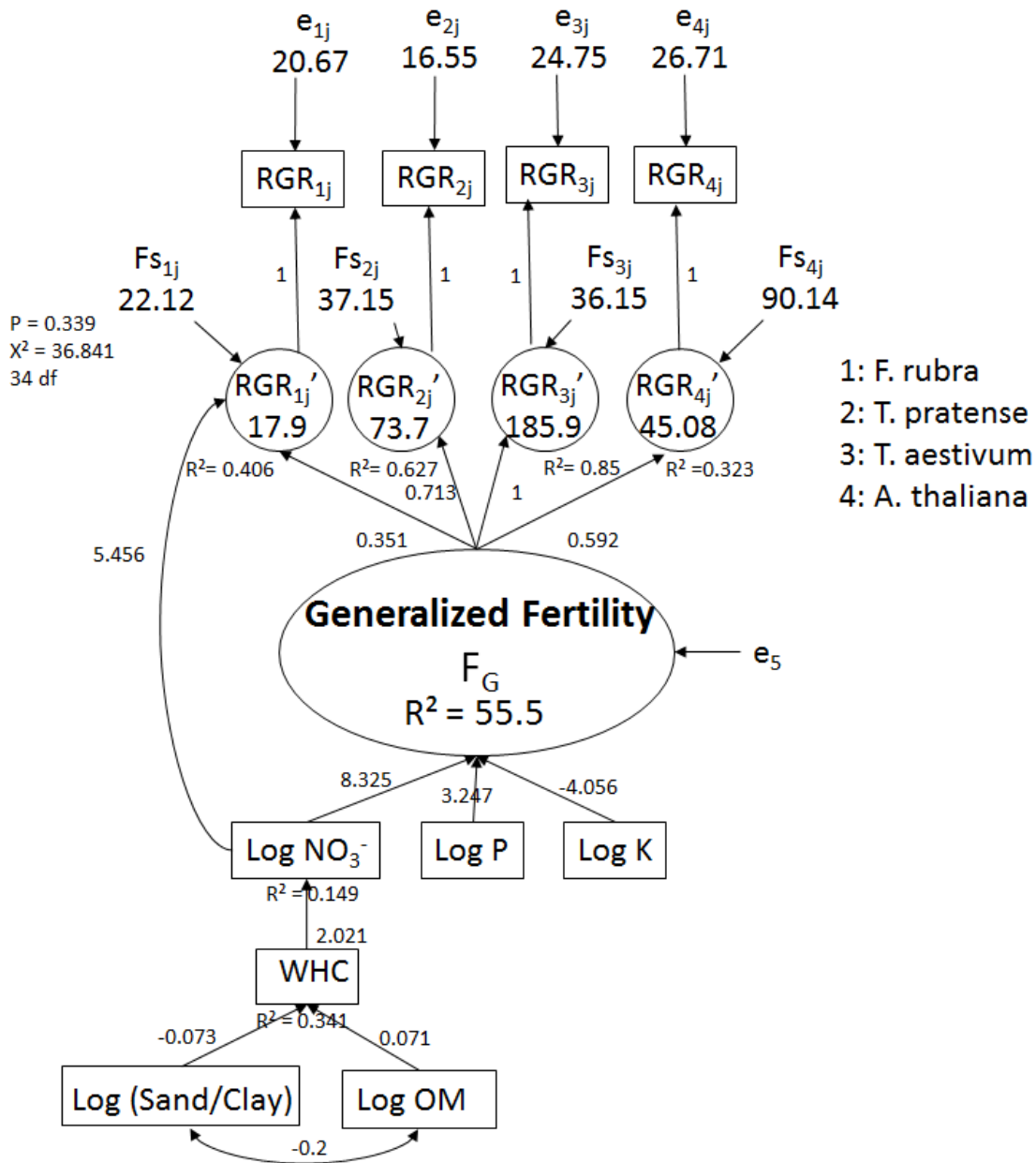
**Figure A.3.4 : An alternative path model.**

Even though all path coefficients are significant, the *P*-value of whole model is below 0.05, indicating that there is only a 4.7% probability that the data could be generated by this model, thus it is rejected.



**Figure A.3.5 : An alternative path model.**

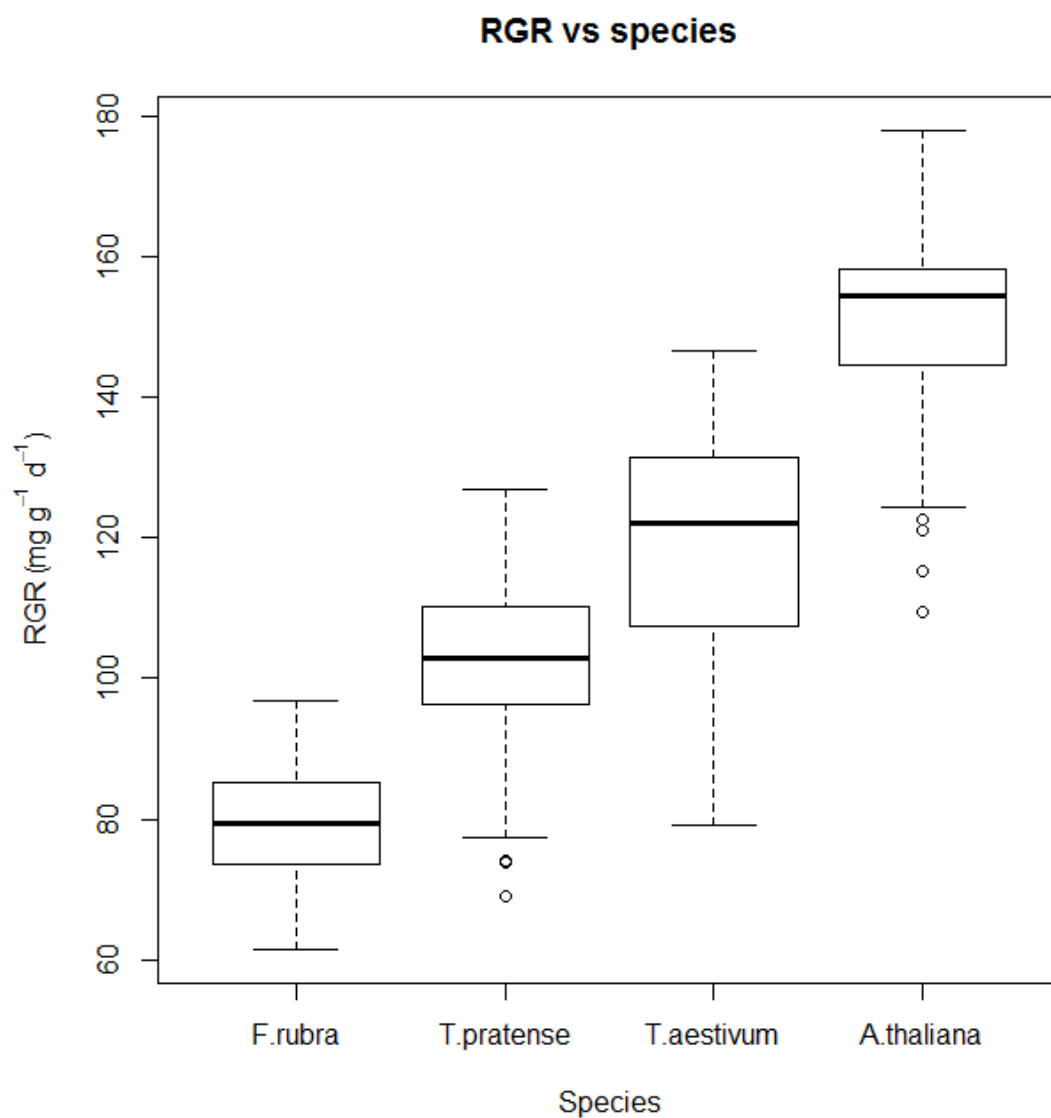
*Even though the P-value of whole model is above 0.05, this model must be rejected. Indeed, the p-value of the path coefficients between WHC and log PK is above 0.05, indicating it is not different from 0 and thus this model is incompatible with data.*



**Figure A.3.6 : An alternative path model.**

Even though the  $P$ -value of whole model is above 0.05, this model must be rejected. Indeed, the  $p$ -value of the path coefficients between WHC and log P on one hand and between WHC and log K on the other hand are above 0.05, indicating they are not different from 0 and thus this model is incompatible with data.

#### Appendix A.4 : Measured variation in relative growth rates of RGR



**Figure A.4 :** Measured variation in relative growth rates of RGR (mg g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) of *Festuca rubra*, *Trifolium pratense*, *Triticum aestivum* and *Arabidopsis thaliana* grown under constant conditions in 76 different soils.

**Table A.5 : RGR and soil characteristics**

| soil | RGR <sub>Trit</sub> | Festuca | Trifolium | Arabidop | WHC  | FG       | logOM    | logNO <sub>3</sub> | logP     | logK     | logSandCl | meanBM  |
|------|---------------------|---------|-----------|----------|------|----------|----------|--------------------|----------|----------|-----------|---------|
| 1    | 110.2345            | 72.62   | 96.62723  | 138.0705 | 0.29 | -8.52736 | 1.922788 | 6.069952           | 0.996949 | 6.676491 | 1.203972  | 3.08    |
| 2    | 122.8311            | 72.48   | 101.2685  | 157.0319 | 0.61 | 0.42043  | 1.902108 | 6.843046           | -1.13943 | 4.251776 | -0.5389   | 12.7975 |
| 3    | 136.1122            | 79.916  | 116.0546  | 162.8943 | 0.54 | 13.58888 | 2.293544 | 5.333781           | 2.391511 | 3.260785 | -0.60025  | 17.0625 |
| 4    | 141.1424            | 77.72   | 105.0273  | 156.1967 | 0.57 | 8.881654 | 1.710188 | 6.983197           | 0.457425 | 3.544432 | 0         | 12.6075 |
| 5    | 135.0579            | 80.698  | 111.4     | 151.8663 | 0.03 | 9.695221 | 3.352357 | 6.992997           | -0.15082 | 3.519277 | 0.660357  | 9.6275  |
| 6    | 126.9633            | 75.940  | 105.2104  | 161.1843 | 0.44 | 4.912202 | 1.401183 | 5.949965           | -0.31471 | 4.75359  | -0.63779  | 8.8475  |
| 7    | 137.0304            | 82.523  | 109.6919  | 160.0947 | 0.61 | 11.40496 | 1.814825 | 6.750282           | 1.34025  | 5.739503 | 0.733969  | 12.8475 |
| 8    | 135.3022            | 79.413  | 100.9339  | 151.2847 | 0.34 | 4.965221 | 1.075002 | 6.901637           | -0.79851 | 4.288677 | 0.58454   | 15.9125 |
| 9    | 134.6228            | 81.280  | 99.92187  | 162.8464 | 0.54 | 6.698765 | 2.414126 | 6.565011           | -0.79851 | 5.38793  | 0.616186  | 10.045  |
| 10   | 79.0857             | 78.988  | 84.50853  | 156.6294 | 0.28 | -18.6535 | 0.832909 | 3.421653           | 1.556037 | 5.672051 | 2.63905   | 4.8375  |
| 11   | 110.8737            | 88.6    | 90.1963   | 138.4335 | 0.69 | -6.92046 | 1.943049 | 6.445434           | 2.183802 | 5.112168 | -0.01081  | 10.705  |
| 12   | 135.7169            | 96.765  | 116.6778  | 156.7773 | 0.54 | 16.96757 | 1.350667 | 6.849448           | 0.641854 | 3.842244 | 0.382992  | 20.645  |
| 13   | 121.2713            | 79.441  | 109.3457  | 148.0537 | 0.37 | 3.598552 | 2.242835 | 6.548935           | 1.147402 | 4.38925  | 1.080912  | 19.6525 |
| 15   | 139.911             | 89.93   | 114.1421  | 150.8596 | 0.54 | 14.51711 | 0.425268 | 6.973562           | 1.90806  | 4.780803 | 0.192371  | 15.845  |
| 16   | 125.2714            | 89.092  | 106.9385  | 163.2917 | 0.62 | 8.769441 | 1.821318 | 6.902843           | 0.871293 | 4.001498 | 0.318453  | 14.62   |
| 17   | 96.15393            | 83.861  | 100.8181  | 151.026  | 0.54 | -6.195   | 0.955511 | 5.845108           | -0.27444 | 3.713328 | 0.923670  | 13.51   |
| 18   | 142.0509            | 82.879  | 110.7033  | 144.6374 | 0.59 | 10.94288 | 0.667829 | 6.332178           | 2.255493 | 4.572854 | 0.318453  | 19.255  |
| 19   | 124.2462            | 82.885  | 105.8344  | 156.829  | 0.62 | 5.362177 | 1.591274 | 6.647896           | 0.444686 | 2.368373 | 1.916922  | 12.0925 |
| 20   | 138.9866            | 83.511  | 114.6606  | 158.7082 | 0.44 | 14.11793 | 1.366092 | 6.706838           | 0.71295  | 3.503453 | 0.724895  | 18.985  |
| 21   | 107.2671            | 85.572  | 110.8839  | 162.1189 | 0.38 | 3.737476 | 1.704748 | 5.809463           | 1.460938 | 4.00296  | 2.090741  | 17.1475 |
| 22   | 120.0908            | 74.152  | 126.8777  | 157.5166 | 0.54 | 10.80135 | 1.729884 | 6.787304           | 1.551809 | 4.446878 | 1.138114  | 13.515  |
| 23   | 134.1546            | 82.830  | 117.1999  | 153.8027 | 0.33 | 12.70035 | 2.074429 | 6.244322           | 0.912283 | 5.064492 | 2.183238  | 11.39   |
| 24   | 101.409             | 78.880  | 95.43165  | 129.7476 | 0.72 | -11.5664 | 2.423031 | 5.834284           | -0.43078 | 3.673766 | 0.165711  | 7.0675  |
| 25   | 128.4304            | 88.397  | 114.6425  | 150.1419 | 0.57 | 10.64729 | 2.008214 | 6.337038           | 0.751416 | 3.988058 | 0.660886  | 15.4975 |
| 26   | 126.207             | 88.120  | 108.0461  | 154.861  | 0.39 | 7.895465 | 1.458615 | 6.513319           | 0.239017 | 4.168524 | -0.25782  | 15.315  |
| 28   | 134.0168            | 82.50   | 101.6186  | 153.1466 | 0.63 | 5.936167 | 2.093098 | 6.630314           | 0.932164 | 4.617494 | 0.68536   | 17.9725 |

| soil | RGRTrit  | Festuca | Trifolium | Arabidop | WHC  | FG       | logOM    | logNO3   | logP     | logK     | logSandCl | meanBM  |
|------|----------|---------|-----------|----------|------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|---------|
| 29   | 124.3833 | 79.434  | 119.33    | 164.147  | 0.55 | 11.39407 | 1.033184 | 6.469715 | 1.442202 | 2.926382 | 0.730887  | 13.13   |
| 30   | 109.6703 | 87.335  | 116.7142  | 155.1186 | 0.57 | 6.224158 | 2.009555 | 6.110402 | 2.102914 | 3.657647 | -0.69314  | 15.3725 |
| 31   | 122.1652 | 82.328  | 108.4473  | 150.8464 | 0.4  | 4.686268 | 1.821318 | 6.439223 | 1.427916 | 5.020322 | 1.399366  | 19.1325 |
| 32   | 124.3381 | 74.275  | 117.8819  | 157.8865 | 0.58 | 8.445004 | 2.440606 | 6.343283 | 1.585145 | 4.139796 | 0.808978  | 21.6025 |
| 34   | 105.8017 | 78.986  | 103.9453  | 143.0149 | 0.53 | -4.42419 | 2.055405 | 5.771005 | -0.57982 | 4.438643 | 1.884541  | 13.2275 |
| 35   | 80.79442 | 72.908  | 92.93674  | 129.7093 | 0.41 | -20.542  | 1.141033 | 4.210942 | 0.231112 | 2.899772 | 1.236762  | 3.805   |
| 36   | 136.9205 | 84.915  | 108.842   | 154.4123 | 0.42 | 10.68365 | 0.858662 | 6.592935 | -0.07257 | 3.689129 | 0.889857  | 7.28    |
| 37   | 126.9972 | 87.1    | 115.3789  | 115.2556 | 0.26 | 4.476251 | 1.297463 | 6.909514 | 0.463734 | 4.798267 | 1.338285  | 13.7225 |
| 38   | 128.7528 | 76.56   | 104.4037  | 124.3749 | 0.52 | -0.75802 | 1.439835 | 6.221425 | 0.683097 | 4.587515 | 0.544727  | 12.01   |
| 39   | 125.5854 | 77.083  | 113.8026  | 157.9006 | 0.38 | 7.833257 | 1.081805 | 5.808323 | 0.760806 | 4.453998 | 0.8001    | 9.57    |
| 40   | 123.5451 | 73.645  | 96.53836  | 138.8721 | 0.26 | -4.03029 | 0.943906 | 6.607866 | -1.60944 | 4.775925 | 1.978123  | 10.73   |
| 41   | 117.8419 | 68.565  | 112.3783  | 157.0476 | 0.3  | 2.538911 | 0.765468 | 5.13521  | 0.647103 | 5.216076 | 1.900958  | 8.965   |
| 42   | 113.1805 | 69.093  | 98.12833  | 159.2591 | 0.63 | -4.38936 | 2.396075 | 6.454381 | 0.693147 | 5.589306 | 0.100083  | 15.1825 |
| 43   | 123.779  | 85.828  | 90.62197  | 154.4581 | 0.68 | -0.80782 | 2.076938 | 6.561342 | -0.94161 | 4.392224 | 0.116587  | 8.61    |
| 44   | 132.6373 | 85.545  | 99.253    | 158.4229 | 0.61 | 6.148125 | 2.388763 | 6.46546  | 0.157004 | 5.35517  | 0.977350  | 11.115  |
| 45   | 127.3373 | 94.427  | 89.80807  | 177.9443 | 0.36 | 5.983161 | 1.691939 | 6.152988 | 1.829376 | 5.999358 | 2.0654    | 9.16    |
| 46   | 114.9682 | 87.748  | 97.59424  | 154.755  | 0.47 | -0.09625 | 1.562346 | 6.866871 | 0.223144 | 5.319541 | -0.10008  | 13.0075 |
| 47   | 123.9126 | 86.658  | 103.3221  | 155.0112 | 0.58 | 4.857163 | 1.564441 | 6.503869 | -0.56212 | 5.728475 | 0.644173  | 14.5175 |
| 48   | 122.6508 | 89.728  | 109.4233  | 144.8282 | 0.52 | 6.122686 | 1.788421 | 6.088274 | 1.688249 | 4.780047 | 0.426607  | 13.26   |
| 49   | 122.0877 | 80.986  | 109.2265  | 155.5912 | 0.7  | 5.429994 | 2.198335 | 6.562995 | 1.150572 | 5.884937 | 0.829279  | 9.2475  |
| 50   | 133.785  | 75.070  | 105.8104  | 160.3138 | 0.88 | 6.925665 | 2.873565 | 6.794407 | -1.60944 | 4.60537  | -0.13692  | 12.9525 |
| 51   | 118.4187 | 84.394  | 101.8445  | 144.449  | 0.18 | 0.221909 | 0.841567 | 5.782286 | 1.8453   | 5.810033 | 1.147064  | 7.0725  |
| 53   | 124.733  | 73.130  | 104.8458  | 154.1796 | 0.44 | 2.206335 | 1.850028 | 6.799145 | 0.329304 | 4.25618  | 0.394654  | 8.755   |
| 54   | 135.9188 | 64.792  | 107.4908  | 151.8033 | 0.58 | 4.306924 | 1.646734 | 6.597664 | 0.165514 | 5.567428 | 0.469180  | 11.22   |
| 56   | 110.6171 | 65.976  | 77.50065  | 122.6717 | 0.28 | -20.6286 | 0.912283 | 5.731981 | 2.615935 | 5.679217 | 0.599621  | 7.4375  |
| 59   | 98.77231 | 71.722  | 99.47267  | 156.3791 | 0.28 | -8.12287 | 0.943906 | 5.541342 | 0.672944 | 4.225665 | 0.470003  | 5.2425  |
| 61   | 115.3559 | 73.479  | 95.91678  | 163.4112 | 0.37 | -2.85191 | 1.773256 | 5.177956 | 1.108563 | 5.238408 | 2.127069  | 7.965   |

| soil | RGR <sub>Trit</sub> | Festuca | Trifolium | Arabidop | WHC  | FG       | logOM    | logNO <sub>3</sub> | logP     | logK     | logSandCl | meanBM  |
|------|---------------------|---------|-----------|----------|------|----------|----------|--------------------|----------|----------|-----------|---------|
| 62   | 102.2196            | 77.690  | 99.65175  | 148.4091 | 0.58 | -6.77994 | 1.979621 | 5.991914           | 0.113329 | 4.008968 | 0.934309  | 6.655   |
| 63   | 146.5205            | 93.287  | 97.85514  | 161.4067 | 0.41 | 12.32586 | 1.60543  | 6.919229           | -0.30111 | 3.821004 | 1.386294  | 15.1725 |
| 65   | 108.4018            | 85.764  | 96.4545   | 162.7039 | 0.36 | -1.81289 | 0.8671   | 5.600642           | -0.3285  | 5.780527 | 2.313634  | 9.6975  |
| 66   | 85.81859            | 80.103  | 91.24729  | 135.5284 | 0.31 | -16.9173 | 1.983756 | 5.335998           | 0.518794 | 6.113306 | 1.386294  | 4.3225  |
| 67   | 101.4194            | 67.636  | 90.40117  | 153.4698 | 0.26 | -12.6084 | 0.802002 | 5.771566           | 0.165514 | 5.262846 | 1.815289  | 5.2225  |
| 68   | 116.2584            | 74.645  | 87.07382  | 140.1613 | 0.3  | -9.80251 | 0.223144 | 6.631817           | 0.215111 | 5.50036  | 1.886486  | 9.67    |
| 69   | 93.43587            | 64.49   | 94.23308  | 136.8629 | 0.27 | -17.0084 | 2.085672 | 4.886281           | 0.494696 | 5.441638 | 2.313634  | 6.1575  |
| 71   | 108.6109            | 78.002  | 100.4519  | 144.3005 | 0.28 | -5.05053 | 1.921325 | 6.140919           | 1.574846 | 5.223324 | 0.977350  | 6.7575  |
| 72   | 103.6234            | 69.811  | 101.8366  | 150.1546 | 0.28 | -7.12528 | 0.993252 | 4.789989           | 0.173953 | 5.172924 | 0.405465  | 3.865   |
| 73   | 100.5849            | 76.223  | 96.56927  | 130.8538 | 0.23 | -11.834  | 0.113329 | 2.731767           | 0.71295  | 3.044522 | 1.293921  | 4.67    |
| 74   | 107.5892            | 76.136  | 93.95743  | 148.2075 | 0.2  | -7.91929 | 0.71295  | 5.511249           | 0.553885 | 4.817536 | 0.579818  | 4.1075  |
| 75   | 106.2777            | 69.652  | 69.03624  | 136.7883 | 0.21 | -22.2832 | -0.79851 | 5.330591           | -0.52763 | 4.47358  | 2.090741  | 5.1625  |
| 76   | 92.11261            | 80.723  | 88.0553   | 150.5186 | 0.54 | -13.6771 | 0.722706 | 4.465908           | -0.91629 | 4.408669 | 0.405465  | 4.4875  |
| 77   | 97.40492            | 66.675  | 74.04252  | 121.1166 | 0.39 | -26.2715 | 1.427916 | 6.26921            | -0.21072 | 4.653103 | 1.098612  | 3.135   |
| 78   | 100.5052            | 64.97   | 96.14748  | 160.3842 | 0.39 | -10.0197 | 1.553925 | 5.414232           | 2.524127 | 6.298269 | 2.376272  | 9.63    |
| 79   | 120.3452            | 68.4    | 105.5737  | 143.8664 | 0.35 | -1.73859 | 0.732368 | 6.695923           | -0.07257 | 3.764219 | 3.663561  | 11.975  |
| 80   | 113.5737            | 83.235  | 106.8127  | 150.274  | 0.42 | 1.460471 | 1.05779  | 6.242846           | 1.790091 | 5.466667 | 0.934309  | 11.9025 |



## Appendix A.6 : simplified R code with principal functions

```
#Packages
library(lavaan)
library(lme4)
library(arm)
library(ade4)

#Data
setwd("*/R")
dat<-read.table("data.txt",h=T)
options(na.action="na.exclude")

#RGR were calculated as  $\ln(\text{biomass, mg}) \sim \text{age (fixed effect, days)} + \text{soil (random effect)}$ 
### factor *1000 (see below) is to express the RGRs in mg g-1 d-1 instead of g g-1 d-1
fit.wheat<-lmer(log(mass_in_g)~age_day+(age_day-
1|soil),data=dat,subset=(species=="wheat"))
RGR.wheat.by.soil<-coef(fit.wheat)$soil[,2]
soils<-unique(dat$soil)
RGR.all.species<-
data.frame(soil=soils,wheat=RGR.wheat.by.soil*1000,festuca=RGR.festuca.by.soil*1000,t
rifolium=RGR.trifolium.by.soil*1000,arabidopsis=RGR.arabidopsis.by.soil*1000)

#Soil variables
n.soils<-length(soils)
varOfSoil<-
data.frame(soils,Sand=rep(NA,n.soils),Clay=rep(NA,n.soils),WHC=rep(NA,n.soils),XMO
=rep(NA,n.soils),NO3=rep(NA,n.soils), K=rep(NA,n.soils),P=rep(NA,n.soils))
x<-0
y<-0
for(j in 1:n.soils){
  x<-x+1
  y<-y+16
  varOfSoil$soil[x]<-dat$soil[y]
  varOfSoil$Sand[x]<-dat$Sand[y]
  varOfSoil$Clay[x]<-dat$Clay[y]
  varOfSoil$WHC[x]<-dat$WHC_.g.g.1.[y]
  varOfSoil$XMO[x]<-dat$X.MO_.g.g.1x100.[y]
  varOfSoil$NO3[x]<-dat$NO3.N[y]
  varOfSoil$K[x]<-dat$K[y]
  varOfSoil$P[x]<-dat$P[y]}

#creating a new data frame with RGR of all species and soil data
```

```

all<- cbind(RGR.all.species[1:5],varOfSoil[2:8])
all2 <- as.data.frame (all)
attach(all2)
wheattransition <- data.frame(soils, RGR = all2$wheat, species = rep
("T.aestivum",n.soils))
detach(all2)
RGRall <- rbind (wheattransition,trifoliumtransition,arabidopsistransition,festucatransition)

# Boxplot of RGR of the four species.
RGRall$species=factor(RGRall$species , levels=levels(RGRall$species)[c(4,2,1,3)])
par(mfrow = (c(1,1)),xpd = F, mar=c(5,5.5,4,3))
boxplot(RGR~species,data=RGRall, main="RGR vs species", xlab="Species", ylab=
bquote('RGR (* 'mg' ~ 'g'^-1~d'^-1*'))))

#Variances
SE.random.slopes <-function(x){
  # x est la sortie d'un modèle mixte pour ln(mass)~day
  library(arm)
  fixed.slope.se <- se.fixef(x)[2]
  random.slope.se <- se.ranef(x)$soil
  se.sum <- sqrt(fixed.slope.se^2+random.slope.se^2)
  se.sum}
VarMeasErrorwheat <- 1000000*mean(SE.random.slopes(fit.wheat)^2)
VarMeasErrorwheat

# part 1 of the model. It uses the latent variable measurement model applied to the four
RGRs.
# This part allows to predict the values of FG of the soils without considering the soil
variables.
# Thus, those predicted values would be comparable from a study to another.
# L is the latent variable we want to predict (generalized soil fertility; FG)
# Lwheat, Lfestuca, Ltrifolium and Larabidopsis represent the true responses of plants
(RGRij' in Fig.1).
# wheat, festuca, trifolium and arabidopsis represent the measures of RGR (RGRij in Fig.1)
#considering the measurement.
Modelall<-"
L=~Lwheat+Lfestuca+Ltrifolium+Larabidopsis
Lwheat=~wheat
Lfestuca=~festuca
Ltrifolium=~trifolium
Larabidopsis=~arabidopsis
Lwheat~~Var1*Lwheat
Lfestuca~~Var2*Lfestuca
Ltrifolium~~Var3*Ltrifolium

```

```

Larabidopsis~~Var4*Larabidopsis
wheat~~24.74793*wheat
festuca~~20.67148*festuca
trifolium~~16.54721*trifolium
arabidopsis~~26.71112*arabidopsis"
ModelMeasure.fit<-sem(model=Modelall, data = all)
summary(ModelMeasure.fit,rsquare = T)
pred = predict(ModelMeasure.fit)
colnames(pred)<- c ("FG" ,"FGWheat" ,"FGfest","FGtrif" ,"FGarab")
# pred$FG contains the FG values of the 76 soils.

#Equation of FG in function of the RGRs of the 4 species.
predd <- as.data.frame (pred)
attach(predd)
attach(RGR.all.species)
FGpredvsRGR <- lm(FG ~ wheat + festuca + trifolium + arabidopsis)
summary(FGpredvsRGR)
detach(predd)
detach(RGR.all.species)

#creating a new data frame containing soil characteristics
SandClay <- all$Sand/all$Clay
logSandClay <- log (SandClay)
logXMO <- log(all$XMO)
logNO3 <- log (all$NO3)
logP <- log(all$P)
logK <- log(all$K)
allSoil<- cbind (all, pred,SandClay,logXMO,logNO3,logP,logK,logSandClay)

#part 2. This part allows to determine what are the soil characteristics that best predict the
FG #values obtained in part 1.
# That part would be expected to vary from a study to another and would certainly need to
be #redevelopped for each new study.
ModelSoil<-"
FG ~ logNO3 + logP + logK
logNO3 ~ WHC
WHC ~ logSandClay + logXMO
logSandClay ~~ logXMO"
ModelSoil.fit2<-sem(model=ModelSoil, data = allSoil)
summary(ModelSoil.fit2,rsquare = T)

#part 3 This step is necessary in order to test the compatibility between model and data.
Modelall<-"
L=~Lwheat+start(0.351)*Lfestuca+start(0.713)*Ltrifolium+start(0.592)*Larabidopsis

```

```

L ~ logNO3 + logP + logK
logNO3 ~ WHC
WHC ~ logSandClay + logXMO
Lwheat=~wheat
Lfestuca=~festuca
Ltrifolium=~trifolium
Larabidopsis=~arabidopsis
Lwheat~~Var1*Lwheat
Lfestuca~~Var2*Lfestuca
Ltrifolium~~Var3*Ltrifolium
Larabidopsis~~Var4*Larabidopsis
wheat~~24.74793*wheat
festuca~~20.67148*festuca
trifolium~~16.54721*trifolium
arabidopsis~~26.71112*arabidopsis
logSandClay ~ logXMO
Lwheat ~ logNO3"
Modelall.fit3<-sem(model=Modelall, data = allSoil)
summary(Modelall.fit3,rsquare = T)

```

```

#part 3 After verifying the compatibility between the model and the data, the path
coefficients are #fixed to the values estimated in part 1 in order to obtain the full model
Modelall<-"
L=~1*Lwheat+0.351*Lfestuca+0.713*Ltrifolium+0.592*LarabidopsisL ~ logNO3 + logP
+ logK
logNO3 ~ WHC
WHC ~ logSandClay + logXMO
Lwheat=~wheat
Lfestuca=~festuca
Ltrifolium=~trifolium
Larabidopsis=~arabidopsis
Lwheat~~Var1*Lwheat
Lfestuca~~Var2*Lfestuca
Ltrifolium~~Var3*Ltrifolium
Larabidopsis~~Var4*Larabidopsis
wheat~~24.74793*wheat
festuca~~20.67148*festuca
trifolium~~16.54721*trifolium
arabidopsis~~26.71112*arabidopsis
logSandClay ~ logXMO
Lwheat ~ logNO3"
Modelall.fit3<-sem(model=Modelall, data = allSoil)
summary(Modelall.fit3,rsquare = T)

```

```

#Variances for complete model
#Total variance of RGRs
varTOTwheat <- var (allSoil$wheat)
#Unexplained variance (FS)of Lwheat, Lfestuc, Ltriflm, Lrbdpss # part 1
VarFSwheat1 <- 71.744
#Variance of FG # Part 1
VarFGwheat1 <- varTOTwheat - VarMeasErrorwheat - VarFSwheat1
#Unexplained variance (FS)of Lwheat, Lfestuc, Ltriflm, Lrbdpss # part 3
VarFSwheat3 <- 36.15
#Variance of FG # part 3
VarFGwheat3 <- varTOTwheat - VarMeasErrorwheat - VarFSwheat3
VarFGwheat3
# relative part of errors, FS and FG in the variance of RGRs
PercentErrorwheat <- VarMeasErrorwheat/varTOTwheat
PercentErrorwheat
PercentFSwheat3 <- VarFSwheat3/varTOTwheat
PercentFSwheat3
PercentFGwheat3 <- VarFGwheat3/varTOTwheat
PercentFGwheat3

#Comparison FG vs Productivity in exp 2 (natural communities grown in same conditions)
allSoil2 <- data.frame(allSoil, datEXP2)
#Mean July-september in 2016-2017 (factor (1/(0.42*0.32)) is to express the productivity
per m2)
#FG vs BM
par(mfrow = (c(1,1)),xpd = F, mar=c(5,5.5,4,3))
plot (allSoil2$FG, allSoil2$meanAll*(1/(0.42*0.32)), xlab = "FG", ylab= bquote('mean
prod. (* 'g' ~ m^-2*')), cex.main=2, cex.lab=1.7, cex.sub=1.2, pch = 20)
abline(lm(allSoil2$meanAll *(1/(0.42*0.32)) ~ allSoil2$FG), lwd = 2)
a <- lm(allSoil2$meanAll *(1/(0.42*0.32))~ allSoil2$FG)
legend("topleft", bty="n", cex = 1.5, legend=paste("R2 is",
format(summary(a)$adj.r.squared, digits=3)))

#You can Contact Laurent Daou by email to laurent.daou@usherbrooke.ca to get the full
script or data.

```

## ANNEXES B

### APPENDICES TO CHAPTER 3

#### Content

**Table B.1:** Relative growth rates of *F. rubra*, *T. pratense*, *T. aestivum*, and *A. thaliana* grown in intact cores or sieved soils

**Table B.2:** Values of generalized fertility obtained using the relative growth rates or a single biomass measure of four phytometers grown in intact cores or sieved soils

**Appendix B.3:** simplified R code with principal functions

**Table B.1 : Relative growth rates of *F. rubra*, *T. pratense*, *T. aestivum*, and *A. thaliana* grown in intact cores or sieved soils**

| soil | RGR      | soiltype | species |
|------|----------|----------|---------|
| 3    | 134.4528 | core     | wheat   |
| 7    | 135.4119 | core     | wheat   |
| 9    | 132.8971 | core     | wheat   |
| 10   | 74.88598 | core     | wheat   |
| 12   | 134.0399 | core     | wheat   |
| 14   | 131.4131 | core     | wheat   |
| 15   | 138.4208 | core     | wheat   |
| 20   | 137.4553 | core     | wheat   |
| 21   | 104.2041 | core     | wheat   |
| 22   | 117.5908 | core     | wheat   |
| 23   | 132.439  | core     | wheat   |
| 24   | 98.20367 | core     | wheat   |
| 31   | 119.8845 | core     | wheat   |
| 33   | 137.9249 | core     | wheat   |
| 35   | 76.67082 | core     | wheat   |
| 40   | 121.3259 | core     | wheat   |
| 48   | 120.3162 | core     | wheat   |
| 51   | 115.9711 | core     | wheat   |
| 55   | 85.4547  | core     | wheat   |
| 56   | 107.9007 | core     | wheat   |
| 63   | 145.3248 | core     | wheat   |
| 66   | 81.9188  | core     | wheat   |
| 69   | 89.87541 | core     | wheat   |
| 75   | 103.2893 | core     | wheat   |
| 76   | 88.29013 | core     | wheat   |
| 77   | 94.02126 | core     | wheat   |
| 3    | 75.16627 | core     | festuca |
| 7    | 77.82556 | core     | festuca |
| 9    | 76.60742 | core     | festuca |
| 10   | 74.18899 | core     | festuca |
| 12   | 92.59186 | core     | festuca |
| 14   | 70.99484 | core     | festuca |
| 15   | 85.52057 | core     | festuca |
| 20   | 78.80113 | core     | festuca |
| 21   | 80.9392  | core     | festuca |

| soil | RGR      | soiltype | species   |
|------|----------|----------|-----------|
| 22   | 69.32559 | core     | festuca   |
| 23   | 78.24302 | core     | festuca   |
| 24   | 74.1302  | core     | festuca   |
| 31   | 77.75896 | core     | festuca   |
| 33   | 81.91806 | core     | festuca   |
| 35   | 67.91199 | core     | festuca   |
| 40   | 68.72567 | core     | festuca   |
| 48   | 85.22934 | core     | festuca   |
| 51   | 79.75409 | core     | festuca   |
| 55   | 56.15486 | core     | festuca   |
| 56   | 60.80979 | core     | festuca   |
| 63   | 88.92357 | core     | festuca   |
| 66   | 75.37429 | core     | festuca   |
| 69   | 59.09401 | core     | festuca   |
| 75   | 64.55412 | core     | festuca   |
| 76   | 76.07163 | core     | festuca   |
| 77   | 61.1138  | core     | festuca   |
| 3    | 115.0351 | core     | trifolium |
| 7    | 108.3476 | core     | trifolium |
| 9    | 98.07894 | core     | trifolium |
| 10   | 81.74088 | core     | trifolium |
| 12   | 115.6902 | core     | trifolium |
| 14   | 110.1859 | core     | trifolium |
| 15   | 113.0251 | core     | trifolium |
| 20   | 113.57   | core     | trifolium |
| 21   | 109.6005 | core     | trifolium |
| 22   | 126.4107 | core     | trifolium |
| 23   | 116.2389 | core     | trifolium |
| 24   | 93.35953 | core     | trifolium |
| 31   | 107.0395 | core     | trifolium |
| 33   | 115.4808 | core     | trifolium |
| 35   | 90.73727 | core     | trifolium |
| 40   | 94.52274 | core     | trifolium |
| 48   | 108.0653 | core     | trifolium |
| 51   | 100.1519 | core     | trifolium |
| 55   | 70.6161  | core     | trifolium |
| 56   | 74.51327 | core     | trifolium |
| 63   | 95.90673 | core     | trifolium |



| soil | RGR      | soiltype | species     |
|------|----------|----------|-------------|
| 66   | 88.96158 | core     | trifolium   |
| 69   | 92.09978 | core     | trifolium   |
| 75   | 65.11472 | core     | trifolium   |
| 76   | 85.60667 | core     | trifolium   |
| 77   | 70.87862 | core     | trifolium   |
| 3    | 163.053  | core     | arabidopsis |
| 7    | 160.1443 | core     | arabidopsis |
| 9    | 163.0033 | core     | arabidopsis |
| 10   | 156.544  | core     | arabidopsis |
| 12   | 156.6976 | core     | arabidopsis |
| 14   | 175.7915 | core     | arabidopsis |
| 15   | 150.5277 | core     | arabidopsis |
| 20   | 158.7037 | core     | arabidopsis |
| 21   | 162.2473 | core     | arabidopsis |
| 22   | 157.4658 | core     | arabidopsis |
| 23   | 153.6071 | core     | arabidopsis |
| 24   | 128.5793 | core     | arabidopsis |
| 31   | 150.5287 | core     | arabidopsis |
| 33   | 164.7982 | core     | arabidopsis |
| 35   | 128.5747 | core     | arabidopsis |
| 40   | 138.0946 | core     | arabidopsis |
| 48   | 144.2828 | core     | arabidopsis |
| 51   | 143.8889 | core     | arabidopsis |
| 55   | 107.4659 | core     | arabidopsis |
| 56   | 121.263  | core     | arabidopsis |
| 63   | 161.5074 | core     | arabidopsis |
| 66   | 134.6206 | core     | arabidopsis |
| 69   | 136.0071 | core     | arabidopsis |
| 75   | 135.6938 | core     | arabidopsis |
| 76   | 150.195  | core     | arabidopsis |
| 77   | 119.6472 | core     | arabidopsis |
| 3    | 72.59662 | sieved   | wheat       |
| 7    | 94.8515  | sieved   | wheat       |
| 9    | 93.74939 | sieved   | wheat       |
| 10   | 71.29423 | sieved   | wheat       |
| 12   | 82.44086 | sieved   | wheat       |
| 14   | 97.10406 | sieved   | wheat       |
| 15   | 95.46309 | sieved   | wheat       |

| soil | RGR      | soiltype | species |
|------|----------|----------|---------|
| 20   | 76.36993 | sieved   | wheat   |
| 21   | 81.1067  | sieved   | wheat   |
| 22   | 91.25819 | sieved   | wheat   |
| 23   | 75.34166 | sieved   | wheat   |
| 24   | 81.59691 | sieved   | wheat   |
| 31   | 97.52986 | sieved   | wheat   |
| 33   | 91.6194  | sieved   | wheat   |
| 35   | 82.92661 | sieved   | wheat   |
| 40   | 62.81155 | sieved   | wheat   |
| 48   | 84.57518 | sieved   | wheat   |
| 51   | 79.90986 | sieved   | wheat   |
| 55   | 62.80672 | sieved   | wheat   |
| 56   | 64.52752 | sieved   | wheat   |
| 63   | 83.52268 | sieved   | wheat   |
| 66   | 67.18481 | sieved   | wheat   |
| 69   | 67.52407 | sieved   | wheat   |
| 75   | 71.90821 | sieved   | wheat   |
| 76   | 91.48524 | sieved   | wheat   |
| 77   | 77.25167 | sieved   | wheat   |
| 3    | 48.93625 | sieved   | festuca |
| 7    | 49.92069 | sieved   | festuca |
| 9    | 47.97769 | sieved   | festuca |
| 10   | 44.23316 | sieved   | festuca |
| 12   | 46.50375 | sieved   | festuca |
| 14   | 53.02364 | sieved   | festuca |
| 15   | 48.6106  | sieved   | festuca |
| 20   | 51.19198 | sieved   | festuca |
| 21   | 43.74849 | sieved   | festuca |
| 22   | 52.12449 | sieved   | festuca |
| 23   | 40.55065 | sieved   | festuca |
| 24   | 44.70338 | sieved   | festuca |
| 31   | 50.00099 | sieved   | festuca |
| 33   | 46.58228 | sieved   | festuca |
| 35   | 41.98009 | sieved   | festuca |
| 40   | 37.41095 | sieved   | festuca |
| 48   | 46.04908 | sieved   | festuca |
| 51   | 39.30619 | sieved   | festuca |
| 55   | 35.07778 | sieved   | festuca |

| soil | RGR      | soiltype | species     |
|------|----------|----------|-------------|
| 56   | 28.04876 | sieved   | festuca     |
| 63   | 47.45656 | sieved   | festuca     |
| 66   | 32.81243 | sieved   | festuca     |
| 69   | 37.92453 | sieved   | festuca     |
| 75   | 40.83916 | sieved   | festuca     |
| 76   | 35.63697 | sieved   | festuca     |
| 77   | 44.17337 | sieved   | festuca     |
| 3    | 79.10553 | sieved   | trifolium   |
| 7    | 92.5412  | sieved   | trifolium   |
| 9    | 69.33951 | sieved   | trifolium   |
| 10   | 61.87135 | sieved   | trifolium   |
| 12   | 77.96998 | sieved   | trifolium   |
| 14   | 104.878  | sieved   | trifolium   |
| 15   | 83.67309 | sieved   | trifolium   |
| 20   | 83.14378 | sieved   | trifolium   |
| 21   | 76.00499 | sieved   | trifolium   |
| 22   | 94.57273 | sieved   | trifolium   |
| 23   | 75.99391 | sieved   | trifolium   |
| 24   | 45.10991 | sieved   | trifolium   |
| 31   | 93.71684 | sieved   | trifolium   |
| 33   | 89.76407 | sieved   | trifolium   |
| 35   | 58.65049 | sieved   | trifolium   |
| 40   | 55.28342 | sieved   | trifolium   |
| 48   | 80.85098 | sieved   | trifolium   |
| 51   | 50.60022 | sieved   | trifolium   |
| 55   | 42.80457 | sieved   | trifolium   |
| 56   | 45.74    | sieved   | trifolium   |
| 63   | 76.68493 | sieved   | trifolium   |
| 66   | 55.8019  | sieved   | trifolium   |
| 69   | 59.3989  | sieved   | trifolium   |
| 75   | 42.44153 | sieved   | trifolium   |
| 76   | 54.70317 | sieved   | trifolium   |
| 77   | 62.913   | sieved   | trifolium   |
| 3    | 172.4461 | sieved   | arabidopsis |
| 7    | 168.4454 | sieved   | arabidopsis |
| 9    | 130.2495 | sieved   | arabidopsis |
| 10   | 126.7581 | sieved   | arabidopsis |
| 12   | 116.8679 | sieved   | arabidopsis |

| soil | RGR      | soiltype | species     |
|------|----------|----------|-------------|
| 14   | 200.0292 | sieved   | arabidopsis |
| 15   | 173.9478 | sieved   | arabidopsis |
| 20   | 167.1622 | sieved   | arabidopsis |
| 21   | 113.4737 | sieved   | arabidopsis |
| 22   | 176.0388 | sieved   | arabidopsis |
| 23   | 96.4043  | sieved   | arabidopsis |
| 24   | 85.78485 | sieved   | arabidopsis |
| 31   | 184.7762 | sieved   | arabidopsis |
| 33   | 158.7461 | sieved   | arabidopsis |
| 35   | 70.16393 | sieved   | arabidopsis |
| 40   | 120.9685 | sieved   | arabidopsis |
| 48   | 165.9991 | sieved   | arabidopsis |
| 51   | 101.9632 | sieved   | arabidopsis |
| 55   | 76.80718 | sieved   | arabidopsis |
| 56   | 72.56222 | sieved   | arabidopsis |
| 63   | 182.325  | sieved   | arabidopsis |
| 66   | 108.6425 | sieved   | arabidopsis |
| 69   | 47.65539 | sieved   | arabidopsis |
| 75   | 47.7166  | sieved   | arabidopsis |
| 76   | 92.05525 | sieved   | arabidopsis |
| 77   | 107.4674 | sieved   | arabidopsis |

**Table B.2 : Values of generalized fertility obtained using the relative growth rates or a single biomass measure of four phytometers grown in intact cores or sieved soils**

| soil | FGRGRintact  | FGBMintact   | FGRGRsieved  | FGBMsieved   |
|------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| 3    | 15.06395286  | 0.305574479  | 4.87861203   | 0.097649761  |
| 7    | 12.70189263  | 0.27196815   | 9.665100573  | 0.142981023  |
| 9    | 8.978455862  | 0.175991747  | 1.546978949  | 0.036408015  |
| 10   | -9.550706268 | -0.23600661  | -2.473069357 | -0.008648509 |
| 12   | 19.30722431  | 0.374744735  | 2.187916679  | 0.038809084  |
| 14   | 15.50887158  | 0.281312137  | 14.9201556   | 0.220462     |
| 15   | 14.47228708  | 0.337064594  | 7.518476552  | 0.122395691  |
| 20   | 14.8504273   | 0.292790749  | 6.209689144  | 0.105893898  |
| 21   | 9.895887754  | 0.212331922  | 1.052539822  | 0.013587311  |
| 22   | 12.64306432  | 0.292883078  | 10.63184555  | 0.166606297  |
| 23   | 13.14174106  | 0.302648276  | -0.584965013 | -0.020978225 |
| 24   | -10.72357242 | -0.232948354 | -8.020678915 | -0.118372657 |
| 31   | 6.474874493  | 0.111921775  | 10.93443646  | 0.18799329   |
| 33   | 18.76637213  | 0.407907224  | 7.816354328  | 0.112575578  |
| 35   | -17.40828506 | -0.426921583 | -5.608061401 | -0.102481793 |
| 40   | -5.287628914 | -0.108027813 | -5.925879258 | -0.100737811 |
| 48   | 7.502540149  | 0.182799217  | 5.367490147  | 0.095739905  |
| 51   | 1.772473996  | 0.01907094   | -6.69594104  | -0.073893678 |
| 55   | -34.65768585 | -0.674323207 | -11.57484373 | -0.182144867 |
| 56   | -23.32636484 | -0.497972832 | -11.901808   | -0.217692766 |
| 63   | 14.05665612  | 0.265883599  | 5.22011146   | 0.10780365   |
| 66   | -12.56717477 | -0.223100491 | -6.754027503 | -0.112465853 |
| 69   | -15.41132659 | -0.286227168 | -8.042553137 | -0.166054738 |
| 75   | -21.46797078 | -0.441513848 | -11.6922668  | -0.184962735 |
| 76   | -7.368226805 | -0.203073055 | -5.905877492 | -0.119613838 |
| 77   | -27.36777936 | -0.50477766  | -2.769735656 | -0.040858033 |

### Appendix B.3 : simplified R code with principal functions

```
#packages
library(lavaan)
library(lme4)
library(arm)
library(ade4)

#data
setwd("*/R")
dat2<-read.table("databaseexp2.txt",h=T)
options(na.action="na.exclude")
# RGR in sieved soils
##RGR were calculated as  $\ln(\text{biomass, mg}) \sim \text{age (fixed effect, days)} + \text{soil (random effect)}$ 
### factor *1000 (see below) is to express the RGRs in mg g-1 d-1 instead of g g-1 d-1
fit.wheat3<-lmer(log(mass_in_g)~age_day+(age_day-
|soil),data=dat2,subset=(species=="wheat"))
RGR.wheat.by.soil3<-coef(fit.wheat3)$soil[,2]
soils2<-unique(dat2$soil)
RGR.all.species3<-
data.frame(soil=soils2,wheat=RGR.wheat.by.soil3*1000,festuca=RGR.festuca.by.soil3*10
00,trifolium=RGR.trifolium.by.soil3*1000,arabidopsis=RGR.arabidopsis.by.soil3*1000,N
O3=unique(dat2$NO3.N))

#Variances
SE.random.slopes <-function(x){
  # x is the output of a mixed model for  $\ln(\text{mass}) \sim \text{day}$ 
  library(arm)
  fixed.slope.se <- se.fixef(x)[2]
  random.slope.se <- se.ranef(x)$soil
  se.sum <- sqrt(fixed.slope.se^2+random.slope.se^2)
  se.sum}
VarMeasErrorwheat3 <- 1000000*mean(SE.random.slopes(fit.wheat3)^2)
VarMeasErrorwheat3

# part 1 of the model. It uses the latent variable measurement model applied to the four
RGRs.
# This part allows to predict the values of FG of the soils without considering the soil
variables.
# Thus, those predicted values would be comparable from a study to another.
# L is the latent variable we want to predict (generalized soil fertility; FG).
# Lwheat, Lfestuca, Ltrifolium and Larabidopsis represent the true responses of plants
(RGRij' in #Fig.3).
```

```

# wheat, festuca, trifolium and arabidopsis represent the measures of RGR (RGRij in Fig.3)
#considering the measurement errors (see below for calculation).
Modelall3<-"
L=~Lwheat+Lfestuca+Ltrifolium+Larabidopsis
Lwheat=~wheat
Lfestuca=~festuca
Ltrifolium=~trifolium
Larabidopsis=~arabidopsis
Lwheat~~Var1*Lwheat
Lfestuca~~Var2*Lfestuca
Ltrifolium~~Var3*Ltrifolium
Larabidopsis~~Var4*Larabidopsis
wheat~~22.73457*wheat
festuca~~16.70533*festuca
trifolium~~29.08325*trifolium
arabidopsis~~176.8657*arabidopsis
Var2>0
Var3>0"
ModelMeasure.fit3<-sem(model=Modelall3, data = RGR.all.species3[1:5])
summary(ModelMeasure.fit3,rsquare = T)
predRGR3 = predict(ModelMeasure.fit3)
colnames(predRGR3)<- c ("FGRGR3" ,"FG2Wheat" ,"FG2fest","FG2trif" ,"FG2arab")
preddRGR3 <- as.data.frame (predRGR3)
# preddRGR3$FGRGR3 contains the FG values of the 26 sieved soils.

#Total variance of RGRs
varTOTwheat3 <- var (RGR.all.species3$wheat)
boxplot(RGR.all.species1$arabidopsis,RGR.all.species3$arabidopsis)
#Variance non expliquée de (FS) de Lwheat, Lfestuc, Ltriflm, Lrbdps # partie 1
VarFSwheat3 <- 32.573
#variance de FG # Partie 1
VarFGwheat3 <- varTOTwheat3 - VarMeasErrorwheat3 - VarFSwheat3
VarFGwheat3

#Equation de FG en fonction des RGRs des quatre espèces.
attach(preddRGR3)
attach(RGR.all.species3)
FGpredvsRGR3 <- lm(FGRGR3 ~ wheat + festuca + trifolium + arabidopsis)
summary(FGpredvsRGR3)
detach(preddRGR3)
detach(RGR.all.species3)
#####
#####
#####

```

```

#first experiment, intact soil cores BM4
fit.wheatBM4<-
lmer(log(mass_in_g*1000)~1+(1|soil),data=dat2,subset=(species=="wheat" & harvest ==
"2"))
estimates.wheat.by.soilBM4<-coef(fit.wheatBM4)$soil[,1]
soils1<-unique(dat1$soil)
Estimates.all.speciesBM4<-
data.frame(soil=soils1,wheat=estimates.wheat.by.soilBM4,festuca=estimates.festuca.by.soi
lBM4,trifolium=estimates.trifolium.by.soilBM4,arabidopsis=estimates.arabidopsis.by.soilB
M4)

#Variances
VarwheatBM4 <- mean(intercepts.SE(fit.wheatBM4)^2)
VarwheatBM4

# part 1 of the model.
Modelall4<-"
L=~Lwheat+Lfestuca+Ltrifolium+Larabidopsis
Lwheat=~wheat
Lfestuca=~festuca
Ltrifolium=~trifolium
Larabidopsis=~arabidopsis
Lwheat~~Var1*Lwheat
Lfestuca~~Var2*Lfestuca
Ltrifolium~~Var3*Ltrifolium
Larabidopsis~~Var4*Larabidopsis
wheat~~0.007765725*wheat
festuca~~0.02862635*festuca
trifolium~~0.02562736*trifolium
arabidopsis~~0.1594379*arabidopsis"
ModelMeasure.fit4<-sem(model=Modelall4, data = Estimates.all.speciesBM4[1:5])
summary(ModelMeasure.fit4,rsquare = T)
predBM4 = predict(ModelMeasure.fit4)
colnames(predBM4)<- c ("FGBM4" ,"FGWheat" ,"FGfest","FGtrif" ,"FGarab")
preddBM4 <- as.data.frame (predBM4)
# preddBM4$FGBM4 contains the FG values of the 26 soils when using BM.

#equation of FG in function of the estimates of BM of the 4 species.
attach(preddBM4)
attach(Estimates.all.speciesBM4)
FGpredvsBM4 <- lm(FGBM4 ~ wheat + festuca + trifolium + arabidopsis)
summary(FGpredvsBM4)
detach(preddBM4)
detach(Estimates.all.speciesBM4)

```



```

#Anova RGR1 vs RGR3
RGR.all.species1b <- data.frame(RGR.all.species1[,1:5], soiltype = rep("core",26))
RGRwheat1<- data.frame(RGR.all.species1b[,c(1:2,6)],species = rep ("wheat",26))
colnames(RGRwheat1)<- c("soil", "RGR", "soiltype","species")

RGR.all.species3b <- data.frame(RGR.all.species3[,1:5], soiltype = rep("sieved",26))
RGRwheat2<- data.frame(RGR.all.species3b[,c(1:2,6)],species = rep ("wheat",26))
colnames(RGRwheat2)<- c("soil", "RGR", "soiltype","species")

RGR.SievedAndCore <- rbind
(RGRwheat1,RGRfestuca1,RGRtrifolium1,RGRarabidopsis1,RGRwheat2,RGRfestuca2,R
GRtrifolium2,RGRarabidopsis2)

attach(RGR.SievedAndCore)
fitanova<-lm(RGR~species*soiltype,data=RGR.SievedAndCore)
anova(fitanova)

#Fig 2
library(emmeans)
out<-emmeans(fitanova,spec= "soiltype",by="species")
out
pairs(out)
detach(RGR.SievedAndCore)
lsmeans(fitanova, pairwise~species*soiltype, adjust="tukey")

a <- RGR.all.species1$wheat
shapiro.test (a)

ax<- cbind(a,sub =(rep(1,26)))
a2x<- cbind(a2,sub =(rep(2,26)))
A <- rbind(ax,a2x)
A <- as.data.frame(A)

bartlett.test (A$a,A$sub)

qqnorm(residuals(fitanova))
hist(residuals(fitanova))

MeanRGRWheat1 <- mean (RGR.all.species1$wheat)
sdRGRWheat1 <- sd (RGR.all.species1$wheat)
MeanRGRWheat1
sdRGRWheat1

```

```

MeanRGRWheat3 <- mean (RGR.all.species3$wheat)
sdRGRWheat3 <- sd (RGR.all.species3$wheat)
MeanRGRWheat3
sdRGRWheat3

```

```

AllFGs<-
data.frame(soils1,preddRGR1$FGRGR1,preddBM2$FGBM2,preddRGR3$FGRGR3,predd
BM4$FGBM4)
colnames(AllFGs)<- c ("soils" ,"FGRGR1" ,"FGBM2" ,"FGRGR3" ,"FGBM4")
datEXP2 <- read.table("databaseexp3.txt",h=T)
Alldata <- data.frame(AllFGs,datEXP2[,10:13])
Alldata2 <- as.data.frame(Alldata)
cor(Alldata2$FGRGR1, Alldata2$meanAll, method="pearson")

min(Alldata2$FGRGR3)
max(Alldata2$FGRGR3)

```

```

####To make the plots
#FG RGR intact vs FG BM intact (core RGR vs core BM)
library(tiff)
tiff(filename="~/R/Fig5a.tiff",height=5600,width=5200,units="px",res=800,compression="
lzw")
par(mfrow = (c(1,1)),xpd = F, mar=c(5,5.5,4,3))
plot (AllFGs$FGRGR1, AllFGs$FGBM2, xlab = "FG RGR intact", ylab= "FG BM intact",
cex.main=2, cex.lab=1.7, cex.sub=1.2, pch = 20)
abline(lm(AllFGs$FGBM2 ~ AllFGs$FGRGR1), lwd = 2)
a <- lm(AllFGs$FGBM2 ~ AllFGs$FGRGR1)
legend("topleft", bty="n", cex = 1.5, legend=paste("R2 is",
format(summary(a)$adj.r.squared, digits=3)))
dev.off()

```

```

#calculation of the FG values with equation of one experiment, applied to data of the other
AllFGs2<-
data.frame(AllFGs,FGRGR1E3=rep(NA,n.soils1),FGRGR3E1=rep(NA,n.soils1),FGBM2E
4=rep(NA,n.soils1),FGBM4E2=rep(NA,n.soils1))
x<-0
y<-0
for(j in 1:n.soils1){
  x<-x+1
  AllFGs2$FGRGR1E3[x]<-0.063*RGR.all.species1$wheat[x] + 0.14 *
RGR.all.species1$festuca[x] + 0.256* RGR.all.species1$trifolium[x] + 0.048*
RGR.all.species1$arabidopsis[x] -35.1

```

```

AllFGs2$FGRGR3E1[x]<-0.163*RGR.all.species3$wheat[x] +
0.354*RGR.all.species3$festuca[x] + 0.373* RGR.all.species3$trifolium[x] +
0.332*RGR.all.species3$arabidopsis[x] -130.5
AllFGs2$FGBM2E4[x]<-0.0537*Estimates.all.speciesBM2$wheat[x] +
0.120*Estimates.all.speciesBM2$festuca[x] +
0.0922*Estimates.all.speciesBM2$trifolium[x] +
0.0287*Estimates.all.speciesBM2$arabidopsis[x] -0.8164
AllFGs2$FGBM4E2[x]<-0.188*Estimates.all.speciesBM4$wheat[x] +
0.163*Estimates.all.speciesBM4$festuca[x] +
0.247*Estimates.all.speciesBM4$trifolium[x] +
0.21*Estimates.all.speciesBM4$arabidopsis[x]-2.524
}
#FG RGR intact cores vs FG calculated with RGR core data applied to equation of sieved
soils
par(mfrow = (c(3,2)),xpd = F, mar=c(5,5.5,4,3))
tiff(filename="~/R/Fig6a.tiff",height=5600,width=5200,units="px",res=800,compression="
lzw")
par(mfrow = (c(1,1)),xpd = F, mar=c(5,5.5,4,3))
plot (AllFGs$FGRGR1, AllFGs2$FGRGR1E3, xlab = "FG RGR intact", ylab= "FG data
RGR intact - Eq. RGR sieved", cex.main=2, cex.lab=1.7, cex.sub=1.2, pch = 20)
abline(lm(AllFGs2$FGRGR1E3 ~ AllFGs$FGRGR1), lwd = 2)
g <- lm(AllFGs2$FGRGR1E3 ~ AllFGs$FGRGR1)
legend("topleft", bty="n", cex = 1.5, legend=paste("R2 is",
format(summary(g)$adj.r.squared, digits=3)))
dev.off()

```

#You can Contact Laurent Daou by email to [laurent.daou@usherbrooke.ca](mailto:laurent.daou@usherbrooke.ca) to get the full script or data.

## ANNEXES C

### APPENDICES TO CHAPTER 4

#### Content

**Table C.1:** Values of generalized fertility obtained from the RGR or  $\ln(\text{biomass})$  in intact soil cores (RGR-IC and BM-IC respectively) or in sieved soils (RGR-SS and BM-SS respectively) and the community weighted means of the leaf dry matter content (proportion), the specific leaf area ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ), the leaf area ( $\text{mm}^2$ ) and the height (cm) of the 21 sites of the south of Quebec.

**Table C.2:** CSR-scores, perennality (proportion of perennial plants) and soil characteristics: fluxes ( $\mu\text{g } 10\text{cm}^{-2} \text{ } 14 \text{ d}^{-1}$ ) of nitrogen, phosphorus and potassium and proportion of organic matter of the 21 sites of the south of Quebec.

**Table C.3:** Values of generalized fertility obtained from the RGR or  $\ln(\text{biomass})$  in intact soil cores (RGR-IC and BM-IC respectively) or in sieved soils (RGR-SS and BM-SS respectively) and the community weighted means of the leaf dry matter content (proportion), the specific leaf area ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ), the leaf area ( $\text{mm}^2$ ) and the height (cm) of the 21 sites of the south of France.

**Table C.4:** Fluxes ( $\mu\text{g } 10\text{cm}^{-2} \text{ } 14 \text{ d}^{-1}$ ) of nitrogen, phosphorus and potassium and Proportion of organic matter of the 7 soils of the south of France.

**Appendix C.5:** simplified R code with principal functions.

**Table C.1 : Values of generalized fertility obtained from the RGR or ln(biomass) in intact soil cores (RGR-IC and BM-IC respectively) or in sieved soils (RGR-SS and BM-SS respectively) and the community weighted means of the leaf dry matter content (proportion), the specific leaf area ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ), the leaf area ( $\text{mm}^2$ ) and the height (cm) of the 21 sites of the south of Quebec.**

| Sites | CWMLDMC  | CWMSLA   | CWMHeight | CWMLA    | RGR-IC | BM-IC  | RGR-SS | BM-SS   |
|-------|----------|----------|-----------|----------|--------|--------|--------|---------|
| 7     | 0.347064 | 24.86831 | 59.58288  | 57.51845 | 12.7   | 0.272  | 9.72   | 0.143   |
| 9     | 0.438191 | 25.98191 | 57.54545  | 49.88987 | 8.98   | 0.176  | 1.88   | 0.0364  |
| 10    | 0.432111 | 13.5505  | 17.33462  | 82.64509 | -9.55  | -0.236 | -2.31  | -0.0086 |
| 12    | 0.391995 | 4.463659 | 32.02139  | 14.84251 | 19.31  | 0.374  | 2.374  | 0.0388  |
| 14    | 0.19772  | 42.39578 | 13.00896  | 26.46339 | 15.509 | 0.281  | 14.96  | 0.22    |
| 15    | 0.278635 | 21.87834 | 25.44308  | 50.55092 | 14.47  | 0.337  | 7.54   | 0.122   |
| 20    | 0.404603 | 17.76902 | 52.35577  | 59.33537 | 14.85  | 0.293  | 6.54   | 0.106   |
| 21    | 0.377471 | 16.84262 | 59.77292  | 61.83877 | 9.89   | 0.212  | 1.037  | 0.0135  |
| 22    | 0.366326 | 16.47582 | 29.70526  | 146.5053 | 12.64  | 0.293  | 10.83  | 0.166   |
| 23    | 0.364162 | 17.56706 | 58.56571  | 59.06666 | 13.14  | 0.302  | -0.794 | -0.0209 |
| 24    | 0.289245 | 27.44197 | 7.692308  | 39.40488 | -10.72 | -0.232 | -7.46  | -0.118  |
| 31    | 0.187776 | 38.53239 | 25.70308  | 30.94603 | 6.47   | 0.112  | 10.91  | 0.188   |
| 33    | 0.211496 | 29.19572 | 23.53243  | 36.17273 | 18.77  | 0.407  | 7.66   | 0.112   |
| 35    | 0.308388 | 18.23475 | 29.47473  | 67.78256 | -17.41 | -0.427 | -5.38  | -0.102  |
| 40    | 0.35187  | 21.34319 | 36.11212  | 67.28091 | -5.287 | -0.108 | -6.23  | -0.1007 |
| 51    | 0.310129 | 10.31433 | 26.10815  | 91.25826 | 1.77   | 0.019  | -6.74  | 0.0738  |
| 55    | 0.366193 | 21.32028 | 31.38333  | 51.52244 | -34.66 | -0.674 | -11.75 | -0.182  |
| 63    | 0.303799 | 24.55735 | 64.39459  | 871.5391 | 14.056 | 0.265  | 5.22   | 0.108   |
| 66    | 0.396932 | 16.64625 | 22.08571  | 64.07555 | -12.56 | -0.223 | -7.434 | -0.112  |
| 69    | 0.354303 | 16.20909 | 21.84     | 68.87173 | -15.41 | -0.286 | -8.05  | -0.166  |
| 75    | 0.298053 | 12.08109 | 26.57143  | 85.56547 | -21.46 | -0.441 | -11.24 | -0.185  |

**Table C.2 : CSR-scores, perennality (proportion of perennial plants) and soil characteristics: fluxes ( $\mu\text{g } 10\text{cm}^{-2} \text{ } 14 \text{ d}^{-1}$ ) of nitrogen, phosphorus and potassium and proportion of organic matter of the 21 sites of the south of Quebec.**

| Sites | N       | P    | K      | OM    | S        | C        | R        | Perennality |
|-------|---------|------|--------|-------|----------|----------|----------|-------------|
| 7     | 854.3   | 3.82 | 310.91 | 6.14  | 61.04327 | 2.307001 | 36.64973 | 1           |
| 9     | 709.82  | 0.45 | 218.75 | 11.18 | 66.91995 | 1.518623 | 31.56143 | 0.625       |
| 10    | 30.62   | 4.74 | 290.63 | 2.3   | 82.79945 | 3.769648 | 13.43091 | 1           |
| 12    | 943.36  | 1.9  | 46.63  | 3.86  | 100      | 0        | 0        | 0.9375      |
| 14    | 1021.32 | 2.9  | 93.59  | 2.23  | 20.29605 | 0.197647 | 79.50631 | NA          |
| 15    | 1068.02 | 6.74 | 119.2  | 1.53  | 56.00657 | 2.471354 | 41.52207 | 0.454545    |
| 20    | 817.98  | 2.04 | 33.23  | 3.92  | 74.04959 | 2.4068   | 23.54361 | 0.8         |
| 21    | 333.44  | 4.31 | 54.76  | 5.5   | 73.91922 | 2.769357 | 23.31142 | 1           |
| 22    | 886.52  | 4.72 | 85.36  | 5.64  | 70.8791  | 6.822744 | 22.29816 | NA          |
| 23    | 515.08  | 2.49 | 158.3  | 7.96  | 71.82325 | 2.643404 | 25.53335 | 0.769208    |
| 24    | 341.82  | 0.65 | 39.4   | 11.28 | 52.42157 | 1.312415 | 46.26602 | 0.777778    |
| 31    | 625.92  | 4.17 | 151.46 | 6.18  | 16.05774 | 0.798515 | 83.14374 | 0.5         |
| 33    | 1672.22 | 0.63 | 29.21  | 4.78  | 31.49482 | 1.431355 | 67.07383 | 1           |
| 35    | 67.42   | 1.26 | 18.17  | 3.13  | 65.03933 | 3.666159 | 31.29451 | 1           |
| 40    | 740.9   | 0.2  | 118.62 | 2.57  | 64.93899 | 2.981151 | 32.07985 | 0.818182    |
| 51    | 324.5   | 6.33 | 333.63 | 2.32  | 89.1741  | 7.004676 | 3.821221 | 0.814815    |
| 55    | 309.94  | 1.62 | 212.99 | 6.97  | 66.7792  | 1.981486 | 31.23931 | 1           |
| 63    | 1011.54 | 0.74 | 45.65  | 4.98  | 46.272   | 20.192   | 33.53601 | 1           |
| 66    | 207.68  | 1.68 | 451.83 | 7.27  | 75.35336 | 2.783735 | 21.8629  | NA          |
| 69    | 132.46  | 1.64 | 230.82 | 8.05  | 73.23293 | 3.430372 | 23.3367  | 0.642857    |
| 75    | 206.56  | 0.59 | 87.67  | 0.45  | 79.77522 | 6.250517 | 13.97427 | 0.6         |

**Table C.3 : Values of generalized fertility obtained from the RGR or ln(biomass) in intact soil cores (RGR-IC and BM-IC respectively) or in sieved soils (RGR-SS and BM-SS respectively) and the community weighted means of the leaf dry matter content (proportion), the specific leaf area ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ), the leaf area ( $\text{mm}^2$ ) and the height (cm) of the 21 sites of the south of France.**

| SITES | CWMLDMC  | CWMSLA   | RGR.IC | BM.IC | RGR.SS | BM.SS | PLACE |
|-------|----------|----------|--------|-------|--------|-------|-------|
| C1B   | 0.274119 | 19.19565 | 4.97   | 4.6   | -59.2  | -0.8  | F     |
| C2B   | 0.243658 | 19.38534 | 8.58   | 4.78  | -35    | -0.59 | F     |
| TH    | 0.346484 | 12.30618 | -11.71 | 3.43  | -68.51 | -0.99 | F     |
| TD    | 0.396163 | 11.46586 | -8.55  | 3.78  | -49.24 | -0.85 | F     |
| P6S   | 0.410962 | 9.208789 | -7.21  | 3.77  | -63.47 | -1    | F     |
| P6I   | 0.37347  | 13.26512 | -5.11  | 3.86  | -55.78 | -1.02 | F     |
| P6D   | 0.347848 | 16.55283 | -5.43  | 3.84  | -64.06 | -0.93 | M     |

**Table C.4 : Fluxes ( $\mu\text{g } 10\text{cm}^{-2} \text{ } 14 \text{ d}^{-1}$ ) of nitrogen, phosphorus and potassium and Proportion of organic matter of the 7 soils of the south of France.**

| SITES | N      | P    | K     | OM       | TREATMENT  |
|-------|--------|------|-------|----------|------------|
| C1B   | 464.81 | 1.3  | 18.53 | 0.304448 | FERTILIZED |
| C2B   | 450.24 | 1.1  | 12.4  | 0.244378 | FERTILIZED |
| TH    | 175.24 | 0.88 | 18.02 | 0.27191  | CONTROL    |
| TD    | 228.5  | 1.4  | 11.63 | 0.238484 | CONTROL    |
| P6S   | 277.68 | 0.97 | 8.57  | 0.274495 | GRAZED     |
| P6I   | 245.56 | 1.32 | 14.56 | 0.244989 | GRAZED     |
| P6D   | 292.2  | 1.11 | 4.39  | 0.2887   | GRAZED     |

## Appendix C.5 : simplified R code with principal functions.

```
#Packages
library(lavaan)
library(lme4)
library(arm)
library(ade4)
library(mgcv)
library(tiff)

#data
setwd("*/R")
datasite2<-read.table("data.txt",h=T)
dataMontpellier<-read.table("dataMontpellier.txt",h=T)
options(na.action="na.exclude")

# Example of a generalized additive model (GAM) with s smoother.
#Regression of the community weighted mean (CWM) of specific leaf area (SLA)
#with values of generalized fertility (FG) obtained from the logarithm
#of biomass at the 2nd harvest (ln (BM)) in sieved soils (ss).
a2 <- gam(datasite2$CWMSLA ~ s(datasite2$BM.SS,bs="cr",k=6))
# To obtain R2 values for Tab 4.3
summary(a2)$r.sq

#To test if the gam model is significantly different of a linear model without s smoother.
a2 <- gam(datasite2$CWMSLA ~ s(datasite2$BM.SS,bs="cr",k=6))
a3 <- gam(datasite2$CWMSLA ~ datasite2$BM.SS)
anova(a2,a3, test = "Chisq")
summary(a2)

#To make the plots of the Fig 4.1.
#For CWM S-score trait and values of FG BM sieved soils.
tiff(filename="*/R/S-
BMSS.tiff",height=5600,width=5200,units="px",res=800,compression="lzw")
par(mfrow = (c(1,1)),xpd = F, mar=c(5,5.5,4,3))
a2 <- gam(datasite2$S ~ s(datasite2$BM.SS,bs="cr",k=6))
plot(datasite2$BM.SS,datasite2$S,xlab = "Generalized fertility BM",ylab = "CWM S-
score", cex.main=2, cex.lab=1.7, cex.sub=1.2)
par(new=T)
plot(a2, xaxt='n', yaxt='n',ann=FALSE)
legend("topleft", bty="n", cex = 1.5, legend=paste("R2=", format(summary(a2)$r.sq,
digits=3)))
dev.off()
```



```
summary(a2)
```

```
#To make the plots with the data from La Fage Montpellier (SLA and LDMC) of the Fig. 4.1.
```

```
dataALL <- rbind (datasite2,dataMontpellier)
```

```
#To know if the data of Montpellier are significantly different than the ones of Quebec.
```

```
#SLA with FG RGR sieved soils
```

```
a2 <- gam(dataALL$CWMSLA ~ s(dataALL$RGR.SS,bs="cr",k=6)+(dataALL$place))
```

```
summary(a2)
```

```
#To make the plots with SLA and the data of Montpellier for FG BM sieved soils
```

```
colors <- c("#00AFBB", "#E7B800", "#FC4E07")
```

```
colors <- colors[as.numeric(dataMontpellier$treatment)]
```

```
shapes = c(16, 17, 18)
```

```
shapes <- shapes[as.numeric(dataMontpellier$treatment)]
```

```
tiff(filename="*/R/FigSLA-
```

```
BMSS.tiff",height=5600,width=5200,units="px",res=800,compression="lzw")
```

```
par(mfrow = (c(1,1)),xpd = F, mar=c(5,5.5,4,3))
```

```
a2 <- gam(datasite2$CWMSLA ~ s(datasite2$BM.SS,bs="cr",k=6))
```

```
plot(datasite2$BM.SS,datasite2$CWMSLA,xlab = "Generalized fertility BM",ylab =
```

```
"CWM SLA", cex.main=2, cex.lab=1.7, cex.sub=1.2, xlim = c(-0.3,0.25))
```

```
points(dataMontpellier$BM.SS,dataMontpellier$CWMSLA, col = colors, pch = shapes)
```

```
par(new=T)
```

```
plot(a2, xaxt='n', yaxt='n',ann=FALSE)
```

```
legend("bottomright", legend = levels(dataMontpellier$treatment),
```

```
col = c("#00AFBB", "#E7B800", "#FC4E07"),pch = c(16, 17, 18) )
```

```
legend("topleft", bty="n", cex = 1.5, legend=paste("R2=", format(summary(a2)$r.sq,  
digits=3)))
```

```
dev.off()
```

```
summary(a2)
```

```
### principal component analysis, Fig. 4.2.
```

```
#####PCA Quebec vs France #####
```

```
tiff(filename="*/R/PCAAll.tiff",height=5600,width=5200,units="px",res=800,compression  
="lzw")
```

```
par(mfrow = (c(1,1)),xpd = F, mar=c(5,5.5,4,3))
```

```
acpAll=dudi.pca(dataNutrient[,2:13],scale= T)
```

```
2
```

```
(acpAll$eig[1]+acpAll$eig[2])/sum(acpAll$eig)
```

```
(acpAll$eig[1])/sum(acpAll$eig)
```

```
(acpAll$eig[2])/sum(acpAll$eig)
```

```
par(mfrow=c(1,1))
```

```
s.class(acpAll$li, dataNutrient[,14], col = c ("blue", "red"))
```

```
s.arrow(acpAll$co*5,add.plot=T,clabel=1.3)
```

dev.off()

#You can Contact Laurent Daou by email to [laurent.daou@usherbrooke.ca](mailto:laurent.daou@usherbrooke.ca) to get the full script or data.

## BIBLIOGRAPHIE

Abbott, L. K., and Murphy, D. V. (2007). *Soil Biological Fertility: A Key to Sustainable Land Use in Agriculture*. Springer. 267p.

Aerts, R., and Chapin III, F. S. (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30:1–67.

Aitchison, J. (1982). The statistical analysis of compositional data. *Journal of the Royal Statistical Society, B*, 44 (2):139–177.

Aitchison, J. (1983). Principal component analysis of compositional data. *Biometrika*, 70:57–65.

Andrews, J. H., and Rouse, D. I. (1982). Plant Pathogens and the Theory of r- and K-Selection. *The American Naturalist* 120:283–296.

Austin, M. P. (1980). Searching for a model for use in vegetation analysis. *Vegetatio* 42:11–21.

Baastrup-Spohr, L., K. Sand-Jensen, S. V. Nicolajsen, and H. H. Bruun. (2015). From soaking wet to bone dry: Predicting plant community composition along a steep hydrological gradient. *Journal of Vegetation Science* 26:619–630.

Barbaro, L., Corcket, E., Dutoit, T., and Peltier, J.-P. (2000). Réponses fonctionnelles des communautés de pelouses calcicoles aux facteurs agro-écologiques dans les Préalpes françaises. *Canadian Journal of Botany* 78:1010–1020.

Bardgett, R. D., Lovell, R. D., Hobbs, P. J., and Jarvis, S. C. (1999). Seasonal changes in soil microbial communities along a fertility gradient of temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 31:1021–1030.

Bear, F. E., Prince, A. L., and Malcolm, J. I. (1945). Potassium needs of New Jersey soils. Bulletin 760. New Jersey Agriculture Experimental Station. New Brunswick.

Bear, F. E., and Toth, S. J. (1948). Influence of calcium on availability of other cations. *Soil Science* 65:69–74.

Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., and Garnier, E. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100:1422–1433.

Bloom, A. J., Chapin III, F. S., and Mooney, H. A. (1985). Resource limitation in plant – an economic analogy. *Annual Review of Ecology and systematics* 16:363–392.

Bohn, H. L., McNeal, B. L., and O'Connor, G. A. (1934). *Soil chemistry*. Second edition. 303p. John Wiley & Sons.

Bollen, K. A. (1989). *Structural equations with latent variables*. JohnWiley, Hoboken, New Jersey, USA.

Brady N. C. (1974). *The nature and properties of soils*. Macmillan CO., New York, 639p.

Brewster, J. L., Bhat, K. K. S., and Nye, P. H. (1976). The possibility of predicting solute uptake and plant growth response from independently measured soil and plant characteristics. V. The growth and phosphorus uptake of rape in soil at a range of phosphorus concentrations and a comparison of results with the predictions of a simulation model. *Plant and Soil* 44:295–328.

Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriana, R. M., and Cerabolini, B. (2006). The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos* 112:10–20.

Cerabolini, B. E. L., Brusa, G., Ceriani, R. M., De Andreis, R., Luzzaro, A., and Pierce, S. (2010). Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecology* 210:253–261.

Chapin III, F. S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Revised Ecology Systems* 11:233–260.

Chapin III, F. S., Vitousek, P. M., and Van Cleve, K. (1986). The Nature of Nutrient Limitation in Plant Communities. *The American Naturalist* 127:48–58.

Chapin III, F. S., Autumn, K., and Pugnaire, F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* S78–S92.

Cingolani, A. M., Posse, G., and Collantes, M. B. (2005). Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42:50–59.

Clay, D., Reardon, T., and Kangasniemi, J. (1998). Sustainable Intensification in the Highland Tropics: Rwandan Farmer's Investments in Land Conservation and Soil Fertility. *Economic Development and Cultural Change* 46:351–377.

Clements, F.E., and Goldsmith, G.W. (1924). *The phytometer method in ecology: The plant and community as instruments*. Washington: Carnegie Institution.

Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., and Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51(4), 335–380.

Cornwell, W. K., and Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109–126.

Craine, J. M., Froehle, J., Tilman, D. G., Wedin, D. A., and Chapin III, F. S. (2001). The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *OIKOS* 93:274–285.

Craine, J. M. (2005). Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 93:1041–1052.

Cramer, M. D. and Lewis, O. A. M. (1993). The Influence of Nitrate and Ammonium Nutrition on the Growth of Wheat (*Triticum aestivum*) and Maize (*Zea mays*) Plants. *Annals of Botany* 72:359–365.

Diacono, M., and Montemurro, F. (2010). Long-term effects of organic amendments on soil fertility. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 30:401–422.

Dingle, H. (1978). Introduction Part 2: Diapause, development and phenology. In: *Evolution of Insect Migration and Diapause*. Dingle, H. (ed.). New York: Springer-Verlag, pp. 51–52, 1978.

Dobzhansky, T. (1950). Evolution in the Tropics. *American Scientist* 38:209–221.

Donald, C. M. (1958). The interaction of competition for light and for nutrients. *Australian Journal of Agricultural Research*, 9:421–32.

Duru, M., and Ducrocq, H. (1997). A nitrogen and phosphorus herbage nutrient index as a toll for assessing the effect of N and P supply on the dry matter yield for permanent pastures. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 47:59–69.

Eckert, D. J., and McLean, J. (1981). Basic cation saturation ratios as a basis for fertilizing and liming agronomic crops: I. Growth chamber studies. *Agronomy Journal* 73:795–799.

Fierer, N., Bradford, M. A., Jackson, R. B. (2007). Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology* 88:1354–1364.

Fisher, R. A. (1925). *Statistical Methods for Research Workers*. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1925. Print.

Fitter, A. H., and Peat, H. J. (1994). The ecological flora database. *Journal of Ecology* 82:415–425.

Fraser, L. H., Henry, H. A. L., White, S. R., Beierkuhnlein, C., Cahill Jr, J. F., Casper, B. B., Cleland, E., Collins, S. L., Dukes, J. S., Knapp, A. K., Lind, E., Long, R., Luo, Y., Reich, P. B., Smith, M. D., Sternberg, M., and Turkington, R. (2013). Coordinated distributed experiments: an emerging tool for testing global hypotheses in ecology and environmental science. *Frontiers in Ecology and the environment* 11:147–155.

Fujita, Y., van Bodegom, P. M., and Witte, J.-P. (2013). Relationships between Nutrient-Related Plant Traits and Combinations of Soil N and P Fertility Measures. *PLoS ONE* 8(12): e83735. doi:10.1371/journal.pone.0083735

Gachet, S., V  la, E., and Tatoni, T. (2005). BASECO: A floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity and Conservation* 14:1023–1034.

Garnier, E., and Navas, M.-L. (2011). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*.

Goodland, R., and Pollard, R. (1973). The Brazilian Cerrado Vegetation: A fertility gradient. *Journal of Ecology* 61:219–224.

Grace, J. B. (2006). *Structural equation modeling and natural systems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Granstedt, A., and Kjellenberg, L. (1997). Long-Term Field Experiment in Sweden: Effects of Organic and Inorganic Fertilizers on Soil Fertility and Crop Quality. *In* *Proceedings of an International Conference in Boston, Tufts University, Agricultural Production and Nutrition, Massachusetts March 19-21, 1997*.

Grime, J. P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242:344–7.

Grime, J. P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250:26–31.

Grime, J. P., and Hunt, R. (1975). Relative growth-rate: Its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63:393–422.

Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111:1169–1194.

Grime, J. P. (1988). The C-S-R model of primary plant strategies — origins, implications and tests. *Plant Evolutionary Biology*, 371–393.

Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J. G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I. H., Hendry, G. A. F., Ashenden, T. W., Askew, A. P., Band, S. R., Booth, R. E., Bossard, C. C., Campbell, B. D., Cooper, J. E. L., Davison, A. W., Gupta, P. L., Hall, W., Hand, D. W., Hannah, M. A., Hillier, S. H., Hodgkinson, D. J., Jalili, A., Liu, Z., Mackey, J. M.L., Matthews, N., Mowforth, M. A., Neal, A. M., Reader, R. J., Reiling, K., Ross-Fraser, W., Spencer, R. E., Sutton, F., Tasker, D. E., Thorpe, P. C., and Whitehouse, M.J. (1997). Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos* 79:259–281.

Grime, J. P. (2001). *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties* (2nd edition). John Wiley & Sons, Chichester. 456p.

Grime, J. P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255–260.

Henry, M., Stevens, H., and Carson, W. P. (1999). Plant density determines species richness along an experimental fertility gradient. *Ecology* 80:455–465.

Herbert, D. A., and Fownes, J.H. (1995). Phosphorus limitation of forest leaf area and net primary production on a highly weathered soil. *Biogeochemistry* 29:223–235.

Herencia, J. F., Ruiz-Porras, J. C., Melero, S., Garcia-Galavis, P. A., Morillo, E., and Maqueda, C. (2006). Comparison between Organic and Mineral Fertilization for Soil Fertility Levels, Crop Macronutrient Concentrations, and Yield. *Agronomy Journal* 99:973–983.

Hoagland, D. R., and Arnon, D. I. (1950). The water culture method for growing plants without soil. Circ. 347. California Agr. Expt. Stn., University of California, Berkeley.

Hobbie, S. E. (1992). Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* 7:336–339.

Hodgson, J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P., and Thompson, K. (1999). Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85:282–294.

Jager, M. M., Richardson, S. J., Bellingham, P. J., Clearwater, M. J., and Laughlin, D. C. (2015). Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. *Journal of Ecology* 103:374–385.

Jarvis, P. G., and Jarvis, M. S. (1964). Growth Rates of Woody Plants. *Physiologia Plantarum* 17:654–666.

Jouany, C., Cruz, P., Petibon, P., and Duru, M. (2004). Diagnosing phosphorus status of natural grassland in the presence of white clover. *European Journal of Agronomy* 21:273–285.

Julve, Ph. 2016 ff. - Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version: 09 février 2017. <http://www.tela-botanica.org>

Kahmen, A., Perner, J., and Buchmann, N. (2005). Diversity-dependent productivity in semi-natural grasslands following climate perturbations. *Functional Ecology* 19:594–601.

Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P. B., Wright, I. J., Cornelissen, J. H. C., Violle, C., Harrison, S. P., Van Bodegom, P. M., Reichstein, M., Enquist, B. J., Soudzilovskaia, N. A., Ackerly, D. D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T. R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C. C., Blonder, B., Bond, W. J., Bradstock, R., Bunker, D. E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J. Q., Chapin III, F. S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Dobrin, B. H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W. F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G. T., Fyllas, N. M., Gallagher, R. V., Green, W. A., Gutierrez, A. G., Hickler, T., Higgins, S. I., Hodgson, J. G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C. A., Kerkhoff, A. J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J. M. H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T. D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S. L., Lloyd, J., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M. D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B. E., Messier, J., Moles, A. T., Müller, S. C., Nadrowski, K., Naeem, S., Ninemets, Ü, Nöllert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V. G., Onoda, Y., Ordoñez, J., Overbeck, G., Ozinga, W. A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J. G., Peñuelas, J., Phillips, O. L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.-F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S. J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A. E., and Wirth, C. (2011). TRY – A global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905–2935.

Keddy, P. A. (1992a). A pragmatic Approach to Functional Ecology. *Functional Ecology* 6:621–626.

Keddy, P., A. (1992b). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157–64.

Kichenin, E., Wardle, D. A., Peltzer, D. A., Morse, C. W., and Freschet, G. T. (2013). Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology* 27:1254–1261.

Kleyer, M. (1999). Distribution of plant functional types along gradients of disturbance intensity and resource supply in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science* 10:697–708.



Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., Bakker, J. P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groeneldael, J. M., Klimes, L., Klimesova, J., Klotz, S., Rusch, G. M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Gotzenberger, L., Kunzmann, D., Ozinga, W. A., Romermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H. J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J. H. C., Eriksson, O., Garnier, E., and Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96:1266–1274.

Kopittke, P. M., and Menzies, N. W. (2007). A review of the Use of the Basic Cation Saturation Ratio and the “ideal” Soil. *Soil Science Society of America Journal* 71:259–265.

Kramer-Walter, K. R., Bellingham, P. J., Millar, T. R., Smissen, R. D., Richardson, S. J., and Laughlin, D. C. (2016). Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology* 104:1299–1310.

Klimes, L., and Klimesova, J. (1999). CLO-PLA2 – A database of clonal plants in Central Europe. *Plant Ecology* 141:9–19.

Kühn, I., Durka, W., and Klotz, S. (2004). Biol-Flor – A new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions* 10:363–365.

Laughlin, D. C., and Laughlin, D. E. (2013). Advances in modeling trait-based plant community assembly. *Trends in Plant Science* 18:584–593.

Laughlin, D. C., Richardson, S. J., Wright, E. F., and Bellingham, P. J. (2015). Environmental Filtering and Positive Plant Litter Feedback Simultaneously Explain Correlations Between Leaf Traits and Soil Fertility. *Ecosystems* 18:1269–1280.

Lavorel, S., and Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545–556.

Lavorel S., Diaz, S., Cornelissen, J.H.C, Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J.G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C. and Urcelay, C. (2006). Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In: Canadell, J., Pitelka, L.F. and Pataki, D. (eds.) *Terrestrial ecosystems in a changing World*. Springer-Verlag, New York, NY, US.

Louault, F., Pottier, J., Note, P., Vile, D., Soussana, J.-F., and Carrère, P. (2017). Complex plant community responses to modifications of disturbance and nutrient availability in productive permanent grasslands. *Journal of Vegetation Science* 28:538–549.

MacArthur, R.H., and Wilson, E.D. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, U.S.A.

Mader, P., Fließbach, A., Dubois, D., Gunst, L., Fried, P., and Niggli, U. (2002). Soil Fertility and Biodiversity in Organic Farming. *Science* 296:1694–1697.

Maire, V., Wright, I. J., Prentice, I. C., Batjes, N. H., Bhaskar, R., Van Bodegom, P. M., Cornwell, W. K., Ellsworth, D., Niinemets, U., Ordoñez, A., Reich, P. B., and Santiago, L. S. (2015). Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography* 24:706–717.

Maqueda, C., Ruiz, J. C., Morillo, E. and Herencia, J.F. (2001). Effect of an organic amendment on nutrient availability and plant content. 11th Int. Symp. Environmental Pollution and its Impact on Life in the Mediterranean Region. MESAEP & SECOTOX. Proceedings Limasol (Chipre).

McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., and Forbes, T. D. A. (1999). Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10:621–630.

McLean, E. O., Hartwig, R. C., Eckert, D. J., Triplett, G. B. (1983). Basic Cation Saturation Ratios as a Basis for Fertilizing and Liming Agronomic crops. II. Field Studies. *Agronomy Journal* 75:635–639.

Merow, C., Latimer, A. M., and Silander Jr., J. A. (2011). Can entropy maximization use functional traits to explain species abundances? A comprehensive evaluation. *Ecology* 92: 1523–1537.

Miller, T. E., Burns, J. H., Munguia, P., Walters, E. L., Kneitel, J. M., Richards, P. M., Mouquet, N., and Buckley, H. L. (2005). A critical review of twenty years' use of the resource-ratio theory. *American Naturalist* 165:439–448.

Molau, U. (1993). Relationships between Flowering Phenology and Life History Strategies in Tundra Plants. *Arctic and Alpine Research* 25:391–402.

Moran, E. F., Brondizio, E. S., Tucker, J. M., da Silva-Forsberg, M. C., McCracken S., and Falesi, I. (2000). Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazonia. *Forest Ecology and Management* 139:93–108.

Näsholm, T., Huss-Danell, K., and Högborg, P. (2000). Uptake of organic nitrogen in the field by four agriculturally important plant species. *Ecology* 81:1155–1161.

Newell, S. J. and Tramer, E. J. (1978). Reproductive Strategies in Herbaceous Plant Communities During Succession. *Ecology* 58:228–234.

Newman, E. I. (1973). Competition and Diversity in Herbaceous Vegetation. *Nature* 244:310–311.

Olf, H. (1992). Effects of light and nutrient availability on drymatter and N-allocation in six successional grassland species—testing for resource-ratio effects. *Oecologia* 89:412–421.

Oli, M. K. (2004). The fast-slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation. *Basic and Applied Ecology* 5:449–463.

Ordoñez, J. C., Van Bodegom P. M., Witte, J.-P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., and Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18:137–149.

Ordoñez, J. C., van Bodegom P. M., Witte, J. M., Bartholomeus, R. P., van Hal, J. R., and Aerts, R. (2010). Plant Strategies in Relation to Resource Supply in Mesic to Wet Environments: Does Theory Mirror Nature. *The American Naturalist* 175:225–239.

Osone, Y., Ishida, A., and Tateno, M. (2008). Correlation between relative growth rate and specific leaf area requires associations of specific leaf area with nitrogen absorption rate of roots. *New Phytologist* 179:417–427.

Ostonen, I., Püttsepp, Ü., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M. R., Lõhmus, K., Majdi, H., Metcalfe, D., Olsthoorn, A. F. M., Pronk, A., Vanguelova, E., Weih, M., and Brunner, I. (2007). Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems* 141:426–442.

Pakeman, R. J. (2011). Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology* 99:1143–1151.

Parent, L. E., and Dafir, M.A. (1992). Theoretical concept of compositional nutrient diagnosis. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 117:239–242.

Parent, S.-E., Parent, L. E., Eduardo Rozane D., and Natale, W. (2013). Plant ionome diagnosis using sound balances case study with mango (*Mangifera Indica*) *Frontiers In Plant Science* 4:1–12.

Patzel, N., Sticher, H., and Karlen, D. L. (2000). *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 163:129–142.

Peck, T. R. (1990). Soil testing: past, present and future. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 21:1165–1186.

Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., and Cerabolini, B. E. L. (2013). Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology* 27:1002–1010.

Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E. L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B., Wright, S. J., Soudzilovskaia, N. A., Onipchenko, V. G., van Bodegom, P. M., Frenette-Dussault, C., Weiher, E., Pinho, B. X., Cornelissen, J. H. C., Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Wilson, P. J., Buffa, G., Nyakunga, O. C., Reich, P. B., Caccianiga, M., Mangili, F., Ceriani, R. M., Luzzaro, A., Brusa, G., Siefert, A., Barbarosa, N. P. U., Chapin III, F. S., Cornwell, W. K., Fang, J., Fernandes, G. W., Garnier, E., Le Stradic, S., Peñuelas, J., Melo, F. P. L., Slaviero, A., Tabarelli, M., and Tampucci, D. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31:444–457.

Pontes, L. Da S., Soussana, J.-F., Louault, F., Andueza, D., and Carrère, P. (2007). Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* 21:844–853.

Poorter, H., Remkes, C. (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83:553–559.

Poorter, H. and Garnier, E. (1999). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *Handbook of Functional Plant Ecology* (eds F.I. Pugnaire & F. Valladares), pp. 81–120. Marcel Dekker, Inc., New York.

Priester, J. H., Ge, Y., Mielke, R. E., Horst, A. M., Cole Moritz, S., Espinosa, K., Gelb, J., Walker, S. L., Nisbet, R. M., An, Y.-J., Schimel, J. P., Palmer, R. G., Hernandez-Viezcas, J. A., Zhao, L., Gardea-Torresdey, J. L., and Holden, P. A. (2012). Soybean susceptibility to manufactured nanomaterials with evidence for food quality and soil fertility interruption. *PNAS* 109:E2451–E2456.

Promislow, D. E. L., and Harvey, P. H. (1990). Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220:417–437.

Raven, J. A., and Andrews, M. (2010). Evolution of tree nutrition. *Tree Physiology* 30:1050–1071.

Rennenberg, H., and Herschbach, C. (2013). Phosphorus nutrition of woody plants: many questions – few answers. *Plant Biology* 15:785–788.

Reynolds, H. L., and Haubensak, K. A. (2009). Soil fertility, heterogeneity and microbes: towards an integrated understanding of grassland structure and dynamics. *Applied Vegetation Science* 12:33–44.

Roxburgh, S. H., and Mokany, K. (2007). Comment on “From Plant Traits to Plant Communities: A Statistical Mechanistic Approach to Biodiversity”. *Science* 316:1425.

Sanchez, P.A., Shepherd, K. D., Soule, M. J., Place, F. M., Buresh, R. J., Izac, A.-M. N., Mkwunye, A. U., Kwesiga, F. R., Ndiritu, C. G., and Woomer, P. L. (1997). Book: Replenishing Soil Fertility in Africa. Soil Science Society of America special publication 51:1–46.

Sandel, B., Goldstein, L. J., Kraft, N. J. B., Okie, J. G., Shuldman, M. I., Ackerly, D. D., Cleland, E. E., and Suding, K. N. (2010). Contrasting trait responses in plant communities to experimental and geographic variation in precipitation. *New Phytologist* 188:565–575.

Sarasketa, A., Gonzalez-Moro, M. B., Gonzalez-Murua, C., and D. Marino. (2014). Exploring ammonium tolerance in a large panel of *Arabidopsis thaliana* natural accessions. *Journal of Experimental Botany* 65:6023–6033.

Schöb, C., Armas, C., Guler, M., Prieto, I., Pugnaire, F. I. (2013). Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology* 101:753–762.

Shipley, B., and Peters, R. H. (1990). A Test of the Tilman Model of Plant Strategies: Relative Growth Rate and Biomass Partitioning. *The American Naturalist* 136:139–153.

Shipley B. (2006). Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis. *Functional Ecology* 20:565–574.

Shipley, B., D. Vile, and E. Garnier. (2006). From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314:812–814.

Shipley, B. (2010). From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities. Cambridge Univ. Press, Cambridge UK.

Shipley, B., D. C. Laughlin, G. Sonnier, and R. Otfinowski. (2011). A strong test of a maximum entropy model of trait-based community assembly. *Ecology* 92:507–517.

Shipley, B., C. E. Paine, and C. Baraloto. (2012). Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly. *Ecology* 93:760–769.

Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, E., Laughlin, D. C., and Reich, P. B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180:923–931.

Shipley, B. (2016). Cause and correlation in biology: A user’s guide to path analysis, structural equations, and causal inference. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Smaling, E. M. A., and Dixon, J. (2006). Agriculture, Ecosystems & Environment. Nutrient Management in Tropical Agroecosystems 116:15–26.

Stearns, S. C. (1984). The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *The American Naturalist*, 123:56–72.

Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford, UK: Oxford University Press.

Stickel, L. F. (1979). Population Ecology of House Mice in Unstable Habitats. *Journal of Animal Ecology* 48:871–887.

Streeter, T. C., Bol, R., and Bardgett., R. D. (2000). Amino acids as a nitrogen source in temperate upland grasslands: the use of dual labelled (<sup>13</sup>C, <sup>15</sup>N) glycine to test for direct uptake by dominant grasses. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 14:1351–1355.

Suding, K.N., Goldberg, D.E. and Hartman, K.M. (2003). Relationships among species traits: Separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology* 84: 1–16.

Syers, J. K., and Springett, J. A. (1984). Earthworms and Soil Fertility. *Plant and soil* 76:93–104.

Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure (MPB-17)* (Vol. 17). Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

Tilman, D. (1988). *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press.

Tilman, D., and Wedin, D. (1991). Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology* 72(2):685–700.

Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., and Befort, B. L. (2011). Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. PNAS 108 no. 50:20260–20264.

Treseder, K. K., and Vitousek, P. M. (2000). Potential ecosystem-level effects of genetic variation among populations of *Metrosideros polymorpha* from a soil fertility gradient in Hawaii. *Oecologia* 126:266–275.

Van der Werf, A., van Nuenen, M., Visser, A. J., and Lambers, H. (1993). Contribution of physiological and morphological plant traits to a species' competitive ability at high and low nitrogen supply. *Oecologia* 94:434–440.

- Van Wijk, M. T., Williams, M., Hobbie, S. E., and Shaver, G. R. (2003). Luxury consumption of soil nutrients: a possible competitive strategy in above-ground and below-ground biomass allocation and root morphology for slow-growing arctic vegetation? *Journal of Ecology* 91:664–676.
- Veneklaas, E. J., Santos Silva, M. P. R. M., and den Ouden, F. (2002). Déterminants of growth rate in *Ficus benjamina* L. compared to related faster growing woody and herbaceous species. *Scientia Horticulturae* 91:75–84.
- Vesterdal, L., and Raulund-Rasmussen, K. (1998). Forest floor chemistry under seven tree species along a soil fertility gradient. *Canadian Journal for Forest Research* 28:1636–1647.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Vitousek, P.M., Walker, L.R., Whiteaker, L.D., and Matson, P.A. (1993). Nutrient limitation to plant growth during primary succession in Hawaii Volcanoes National Park. *Biogeochemistry* 23:197–215.
- Vitousek, P.M., and Farrington, H. (1997). Nutrient limitation and soil development: experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry* 37:63–75.
- Warman, P.R., and Havard, K. A. (1997). Yield, vitamin and mineral content of organically and conventionally grow carrots and cabbage. *Agriculture Ecosystems and Environment* 61:155–162.
- Warman, P.R. (2005). Soil fertility, yield an nutrient contents of vegetable crops after 12 years of compost or fertilizer amendments. *Biological Agriculture and Horticulture* 23:85–96.
- Warton, D. I., B. Shipley, and T. Hastie. (2015). CATS regression – a model-based approach to study trait-based community assembly. *Methods in Ecology and Evolution* 6:389–398.
- Watson, C. A., Atkinson, D., Gosling, P., Jackson, L. R., and Rayns, F. W. (2002). Managing soil fertility in organic farming systems. *Soil Use and Management* 18:239–247.
- Westoby, M. (1999). The LHS strategy scheme in relation to grazing and fire. roceedings of the VIth International Rangeland Congress (eds D. Eldridge & D. Freudenberger), pp. 893–896. Australian Rangeland Society, Queensland, Australia.
- Wopereis, M. C. S., Donovan, C., Nebié, B., Guindo, D., and N'Diaye, M. K. (1999). Soil fertility management in irrigated rice systems in the Sahel and Savanna regions of West Africa: Part I. Agronomic analysis. *Field Crops Research* 61:125–145.

Wright IJ, and Westoby M. (2000). Cross-species relationship between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology* 14:97–107.



